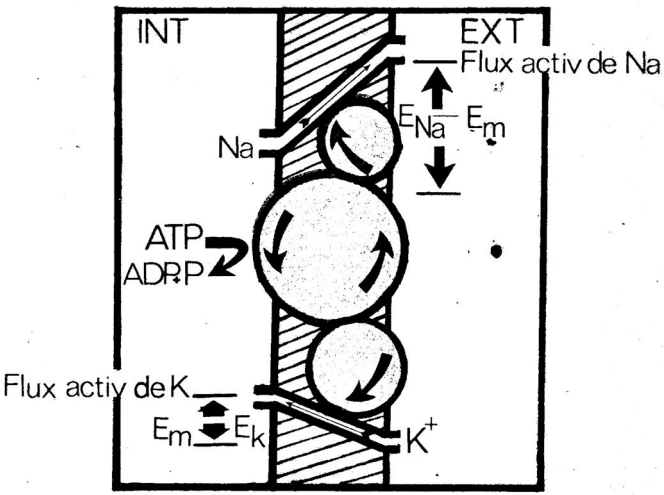
DORU GEORG MĂRGINEANU

ENERGETICA LUMII VII



Casa de Editură
„EDIMPEX—SPERANȚA"

DORU-GEORG MARGINEANU (născut in 1946 la Bucureşti) a studiat la Universitatea din Bucureşti, obţinind in 1968 licenţa, iar în 1973 doctoratul în fizică, ambele pe baza unor cercetări de termodinamică biologică. A lucrat perioade scurte la Institutul Weizmann (Israel), la Laboratorul de Fiziologie al Universităţii din Paris şi în Laboratorul de Biochimie al Universităţii din Liège. Pină în 1978, a fost asistent universitar, apoi cercetător ştiinţific principal în laboratorul de Biofizică, al Institutului de Medicină şi Farmacie, din Bucureşti. Între 1978 şi 1988 a fost titular al disciplinei de Biofizică la Facultatea de Biologie a Universităţii Bucureşti. Din decembrie 1988 lucrează în Belgia (Universitatea din Liège, Universitatea Catolică din Louvain, UCB-Pharma). A participat şi a conferenţiat la cursuri internaţionale de biofizică, a ţinut seminarii în diferite laboratoare de profil. A publicat zeci de articole de specialitate — cu precădere referitoare la termodinamica influxului nervos şi a altor fenomene de membrană — în reviste internaţionale şi a fost invitat să contribuie la volume colective. Este coautor al unei monografii de neurobiofizică (Ed. Ştiinţifică, Bucureşti, 1979; Abacus Press, Anglia, 1982) şi al mai multor manuale universitare. În 1990 a publicat, impreună cu Prof. E. Schoffeniels, monografia „Molecular Basis and Thermodynamics of Bioelectrogenesis" (Kluwer Academic, Olanda).

ISBN 973-95370-1-4

LEI 175

Părinților mei,
Florica și Drăghici Mărgineanu,
care, prin dragoste și abnegație,
mi-au fost mereu sursă de energie

Cuvînt înainte

Această carte a fost scrisă cu bucuria de a discuta despre energetica biofizică, un domeniu care pe autor îl pasionează de peste douăzeci de ani, cu interlocutori imaginați la vîrsta maximei sensibilități și receptivități intelectuale, deci adolescenți. La astfel de cititori tineri — deși **orice** *cititor este, spiritualiceşte, tînăr! — există curiozitatea de a cunoaşte şi dorința de a înțelege. Natura creează în mod firesc disponibilitatea de a face efortul pe care îl implică pătrunderea în intimitatea proceselor prin care energia din fotonii radiației solare ajunge să facă posibile toate activitățile organismelor. De aceea autorul, fără să uite că nu elaborează o monografie pentru specialiști, ci doar un prim ghid într-un domeniu cu mult mai vast decît îl arată paginile care urmează, nu și-a propus nici să caute în mod expres senzaționalul și nici să verbalizeze în locul utilizării unui minimum de formule necesare. Interesul intrinsec al subiectelor abordate, referitoare la modul în care funcționează „mașinile" perfecte, scutește de astfel de compromisuri.*

București, *martie 1987.*

* * *

Frămîntările profunde din ultimii ani, prăbuşirea ideologiei totalitare care se pretindea eternă şi falimentul complet al regimurilor bazate pe aceasta, accentuează puternic contrastul între caducitatea legilor omeneşti şi perenitatea acelora după care este alcătuită Natura. Paginile care urmează reprezintă o modestă încercare de a înțelege şi explica cîte ceva din aceste legi eterne.

Prima formă a acestei lucrări, scrisă în disperanta iarnă a lui 1986, provine din efortul de a face ceva ca hibernarea subumană în care trăiam să nu afecteze decît organismul, iar finalizarea ei actuală exprimă străduința de a depăşi efectul alienant al multiplelor şi nemaivăzutelor schimbări din ultimii trei ani. **Aceste eforturi ale autorului de a se menține identic cu sine i-au fost permanent înconjurate de familie şi de prietenia celor asemeni lui,** *iar răsplata pentru ele rezidă în speranța de a comunica un mesaj necesar.*

Liège, *decembrie 1991*

INTRODUCERE

Cercetările din ultimele decenii au dat consistență ideii că organismele vii sînt sisteme ale căror legi de funcționare includ și derivă din legile fizice, care descriu organizarea materiei în ansamblul ei. În prezent cunoaștem în detaliu structura chimică, modul de sinteză și transformările pe care le suferă majoritatea substanțelor din care sînt formate organismele. Știm astfel cu certitudine că în alcătuirea materiei vii intră aceiași atomi care interacționează prin exact aceleași tipuri de forțe ca și în materia anorganică. De aceea, elucidarea fundamentelor fizice ale biologiei, obținerea unei cît mai profunde înțelegeri a fenomenelor din organismele vii, prin încadrarea lor în legile cele mai generale ale naturii, reprezintă motivația ultimă a unui extrem de amplu efort de cercetare în biologia contemporană.

Termodinamica este acel domeniu al fizicii clasice care a introdus concepte și a formulat legi cu o valabilitate atît de generală, încît reprezintă o adevărată „logică" a științelor naturii. Unui astfel de concept cheie pentru civilizația contemporană — ENERGIA — îi este consacrată această descriere a celor mai performante „mașini" — organismele vii. De la zborul maiestuos al acvilei, la tainica scînteiere a licuriciului sau la explozia florală a magnoliei, de la fermentațiile microbiene la obținerea recordurilor sportive, întîlnim o suită de transformări de energie, cu mult mai complexe decît procesele care au loc în mașinile create de om, dar guvernate de aceleași principii fizice ale conversiei unei forme de energie în alta. Conceptele termodinamicii au fost formulate încă din secolul trecut, în legătură cu dezvoltarea termotehnicii, dar efortul de descriere a unor sisteme de mare complexitate structurală și funcțională, așa cum sînt chiar cele mai simple organisme vii, a dus la o considerabilă dezvoltare a teoriei clasice — adecvată tehnicii și descrierii proceselor chimice simple — prin dezvoltarea termodinamicii proceselor ireversibile.

Termodinamica biologică este un domeniu al biofizicii bine conturat și aflat în plină dezvoltare, perfect integrat în toate abordările de tip sistemic și generalizator din biologie. Obiectivul ei specific este de a răspunde în termeni fizici la întrebările fundamentale :

„Cum se desfășoară conversiile de energie din materia vie?" și „În ce fel energia obținută din exterior permite structurarea internă proprie sistemelor vii?". Acestor întrebări și deci conturării principalelor aspecte ale energeticii biologice îi sînt consacrate paginile care urmează. Este inevitabil ca răspunsurile pe care le putem da acum unor astfel de întrebări să fie incomplete și perfectibile, dar importanța lor derivă din faptul că vizează aspecte majore ale imaginii științifice actuale asupra ansamblului lumii vii.

CAPITOLUL I

ENERGIA ȘI VIAȚA

Analiza în termeni termodinamici a proceselor din materia vie este, în principiu, de natură să îi ofere și biologiei acel cadru conceptual elegant prin simplitatea și unitatea sa, de care chimia beneficiază cu deplin succes încă de la sfîrșitul secolului trecut. O astfel de analiză se bazează întotdeauna pe utilizarea parametrului fundamental care este *energia*. Ținînd seama de importanța cu totul excepțională a acestei noțiuni fizice, ca și de multiplele genuri de probleme în care intervine, este firesc să ne oprim asupra conținutului ei, înainte de a aborda nemijlocit aspectele energetice ale vieții organismelor.

Cu această ocazie cititorul va constata încă de la început faptul că, asemenea oricărui capitol al biofizicii, energetica biologică aplică noțiunile fizice la studiul cantitativ riguros al fenomenelor ce au loc în sistemele biologice. În mod evident, spre a putea fi întreprins un astfel de studiu, trebuie în același timp să fie cunoscute, în sens biologic, alcătuirea și funcționarea organismelor și înțelese în mod adecvat noțiunile și legitățile fizicii. În această complexitate rezidă atît dificultatea cercetărilor de **biofizică**, dar tot ea generează multitudinea de rezultate și clarificări pe care le aduc aceste cercetări.

I.1. O NOȚIUNE OMNIPREZENTĂ ÎN FIZICĂ ȘI ÎN ... VIAȚA COTIDIANĂ

Utilizarea atît de frecventă a termenului „energie", în cele mai variate contexte — fie în legătură cu „o persoană energică", fie referitor la „criza energetică mondială" etc. — face să se uite adesea că el desemnează un concept fizic riguros definit, care exprimă în mod cantitativ capacitatea sistemelor materiale de a exercita asupra

exteriorului acțiuni de diferite tipuri. Acest concept este întîlnit în toate ramurile fizicii și ale aplicațiilor acesteia, fiind însă specific pentru termodinamică, în cadrul căreia W. Thomson (lord Kelvin) a introdus, la mijlocul secolului trecut, acest cuvînt grecesc, ce înseamnă „activitate".

Deoarece, din punct de vedere istoric, constituirea termodinamicii a fost însă precedată cu cel puțin un secol de dezvoltarea mecanicii, care studiază cea mai simplă formă de mișcare a materiei, conceptul ca atare a fost mai întîi definit drept o însușire a corpurilor aflate în mișcare, în legătură cu travaliul necesar deplasării lor și cu atracția gravitațională universală a maselor.

Lucrul mecanic elementar, dW, efectuat la deplasarea unui corp pe o distanță elementară dx, este definit drept produsul acelei distanțe cu forța F, orientată de-a-lungul direcției de deplasare: $dW = F \cdot dx$, deci, la deplasarea din punctul x_1 în x_2, este efectuat un lucru mecanic egal cu produsul dintre forță și distanța parcursă: $W_{1,2} = F(x_2 - x_1)$, dacă forța se menține constantă pe tot parcursul deplasării.

În sistemele mecanice fără frecări, $W_{1,2}$ depinde numai de punctele extreme x_1 și x_2, nu și de drumul urmat între ele. Astfel de sisteme sînt numite *conservative*, din punct de vedere matematic, aceasta exprimîndu-se prin faptul că forțele mecanice reprezintă derivata unei mărimi numită potențial, V, care caracterizează distribuția în spațiu a maselor: $F = -dV/dx$.

Legea a doua a mecanicii newtoniene spune că forța care acționează asupra unei mase m este produsul dintre aceasta și accelerația imprimată corpului. Întrucît accelerația reprezintă variația vitezei în unitatea de timp, dv/dt, rezultă: $F = m(dv/dt)$. La rîndul său, viteza reprezintă variația poziției în unitatea de timp: $v = dx/dt$, astfel că, prin combinarea celor două expresii ale forței rezultă:

$$-dV = m(dv/dt)dx = m(dx/dt)dv = m\,v\,dv$$

Integrînd această relație între punctele x_1 și x_2, obținem:

$$V(x_1) - V(x_2) = \frac{1}{2} mv_1^2 - \frac{1}{2} mv_2^2,$$

iar după rearanjarea termenilor:

$$V(x_1) + \frac{1}{2} mv_1^2 = V(x_2) + \frac{1}{2} mv_2^2.$$

Ecuația de mai sus arată că mărimea $V(x) + \frac{1}{2} mv^2$ are aceeași valoare în diferitele puncte din spațiu. Această mărime este definită drept *energia mecanică totală* a corpului respectiv, constînd din *energia cinetică* $\frac{1}{2} mv^2$ și din *energia potențială* $V(x)$. După cum arată și denumirile lor, energia cinetică (de mișcare) depinde de viteza corpului, iar energia potențială, de poziția sa în spațiu în raport cu alte corpuri. Unitatea de măsură a energiei și, implicit, a lucrului mecanic este joule (J), egal cu produsul dintre o forță de un newton și o deplasare de un metru: $1\ J = 1\ N \cdot 1\ m$.

Energia cinetică a unui corp poate trece în energie potențială, de exemplu în cazul unei bile în mișcare ce urcă pe un plan înclinat, sau energia potențială poate trece în energie cinetică (aceeași bilă la coborîrea pantei), dar — în absența frecărilor — suma lor rămîne constantă. Astfel, mecanica clasică a sistemelor conservative, ale cărei legi sînt confirmate în mod strălucit în cazul corpurilor cerești, definește *energia* drept *un invariant al mișcării*.

Din viața de toate zilele sîntem însă obișnuiți cu situația că în sistemele reale energia mecanică nu se conservă, dar în toate aceste cazuri nu putem face o descriere exclusiv mecanică a fenomenelor, căci se constată și o creștere de temperatură în sistem. Astfel, o mașină cu masa m, deplasîndu-se cu viteza v, are energia cinetică $mv^2/2$. Dacă mașina este frînată pe un drum orizontal pînă se oprește, energia cinetică devine 0, fără să apară vreun surplus de energie potențială, deci energia mecanică nu se conservă, dar frînele mașinii se încălzesc. Rezultă că mecanica singură este insuficientă pentru descrierea unui astfel de proces, în care intervin și *forțe disipative*, cum sînt cele de frecare, trebuind să fie introduși unii parametri inexistenți în mecanică: temperatura și căldura.

Un succes enorm al fizicii secolului al XIX-lea a fost înțelegerea faptului că energia internă a oricărui sistem, constînd din suma energiilor componenților săi atomo-moleculari, este o mărime care se conservă în sistemele izolate, iar în cele neizolate variază prin diferite forme de schimb cu exteriorul (de exemplu prin schimb de căldură, ca în cazul mașinii care frînează). În felul acesta, energia a devenit un concept de o extremă generalitate, pilonul de bază al edificiului teoretic al noii științe a termodinamicii.

Tot în secolul trecut s-a dezvoltat și electromagnetismul, studiul electricității, pe ale cărei aplicații practice se bazează în cea mai mare măsură civilizația materială contemporană. Ca și în celelalte domenii ale fizicii, și în electromagnetism, noțiunea de energie este

esențială, căci atît cîmpul electric, precum și cel magnetic, sînt forme de stocare a energiei unei distribuții de sarcini electrice, aflate în repaus și, respectiv, în mișcare. Dintre foarte numeroasele aspecte energetice, de cea mai mare importanță este faptul că energia celor două cîmpuri, care se generează reciproc atunci cînd sînt variabile, se propagă în spațiu sub forma undelor electromagnetice, așa cum sînt lumina, razele X și alte tipuri de radiații.

Energia radiantă electromagnetică se propagă perfect prin spațiul vid, fără să necesite vreun mediu material, ceea ce a arătat că este ea însăși o formă specifică de existență a materiei. Dat fiind faptul că toată biosfera este o „creație" a energiei radiante solare, considerațiile fizice referitoare la energia undelor electromagnetice sînt relevante în mod nemijlocit pentru energetica lumii vii.

Toate corpurile — de la aștri, pînă la propriul nostru corp — emit și, în același timp, absorb radiații electromagnetice cu intensitate și distribuție spectrală ce depind de natura lor și de temperatură. Studiind această radiație termică, M. Planck a ajuns (în anul 1900) la concluzia că, dintr-o radiație electromagnetică cu lungimea de undă λ, nu poate exista o cantitate de energie mai mică decît $E = hc/\lambda$, unde $h = 6{,}62 \cdot 10^{-34}$ J · s este constanta universală ce îi poartă numele, iar $c = 3 \cdot 10^8$ m/s este viteza de propagare în vid a tuturor undelor electromagnetice. Acest moment a fost crucial pentru întreaga dezvoltare a fizicii, căci a arătat că energia radiantă este cuantificată, avînd o structură de tip atomist, ca și substanța.

Cealaltă revoluție petrecută în fizică la începutul secolului nostru, apariția teoriei relativității a lui A. Einstein, a adus cu sine o nouă definiție a energiei: *energia totală* pe care o posedă orice corp cu masa m, este: $E = m \cdot c^2$. Conform cu această relație, 1 g din orice substanță echivalează din punct de vedere energetic cu căldura eliberată prin arderea a 2 milioane tone de cărbune superior.

Oricît ar fi apărut inițial de greu de conceput echivalența între masă și energie, ea s-a dovedit a fi o strictă realitate, căci, în diferitele transformări la nivel sub-atomic, masa inerțială fie dispare și apar radiații electromagnetice, fie apare pe seama energiei acestor radiații. Toată energetica nucleară — atît a centralelor atomo-electrice, care constituie cea mai semnificativă suplinire actuală a diminuării combustibililor fosili, cît și a bombelor cu fisiune și fuziune nucleară, care constituie cel mai grav risc de autodistrugere a biosferei — se bazează pe emisia de energie radiantă prin consumarea unei părți din masa combustibililor nucleari. Exact același tip de transformări au loc și în aștri, astfel încît este pe deplin înte-

meiat să se considere că ecuația energiei totale dată de Einstein, a influențat în modul cel mai profund întreaga imagine fizică asupra Universului.

Această succintă trecere în revistă ilustrează faptul că energia este un concept fizic de maximă generalitate, a cărui perenitate și multitudine de definiții îl arată a nu fi o noțiune specializată, ci una dintre paradigmele fundamentale ale cunoașterii naturii de către om. De altfel, acest concept a depășit de mult timp cadrul fizicii, fiind de o atît de largă utilizare în tehnică, economie și chiar în probleme ale vieții cotidiene, încît a devenit o componentă a limbajului curent. Corespunzător numeroaselor contexte în care apare, energia se exprimă, în afară de unitatea standard din sistemul internațional (J) și în diferite unități tolerate. Utilizarea acestora este sau consacrată istoric, așa cum este caloria în chimie și în termotehnică (1 cal = 4,18 J), sau impusă de considerente practice. Astfel sînt unitățile kilowatt-oră în energetică (1 kWh = $3{,}6 \cdot 10^6$ J), electron-volt în fizica particulelor (1 eV = $1{,}6 \cdot 10^{-19}$J) etc.

Materia vie este, desigur, acea parte a Universului fizic ce posedă cea mai complexă organizare și în cadrul căreia se desfășoară cele mai variante transformări de energie. Înțelegerea acestora constituie în același timp o fascinantă aventură a cunoașterii, și o necesitate a utilizării optime de către Om a posibilităților și a resurselor biosferei.

I.2. CE SÎNT SISTEMELE VII?

O astfel de problemă, cu aparențe naive, ar putea fi considerată în afara cadrului strict al științelor naturii, sau poate apărea banală pentru cine ar fi tentat să afirme că diferența dintre o piatră și șopîrla ce stă pe ea la soare este atît de clară, încît nu mai necesită discuții analitice. Este însă suficient să ne punem problema dacă sînt vii și grăunțele de cereale descoperite după mii de ani în piramidele egiptene, sau globulele roșii dintr-o cantitate de sînge transfuzabil, sau chiar coada șopîrlei, cu care am putea rămîne în mînă încercînd să o prindem, pentru a constata că răspunsul nu este deloc atît de simplu pe cît ar fi putut inițial să apară. Iar abordarea oricărui subiect cu rigoarea conceptelor fizico-chimice obligă cel puțin la o definire minimală a sistemului luat în studiu, în vederea selectării parametrilor adecvați și a raportării la legități aplicabile. Această necesitate de definire a căutat să o satisfacă și celebrul clasic al mecanicii cuantice, E. Schrödinger, în binecunoscutul său eseu „Ce este viața?" (1944).

Referitor la această problemă, se impune de la început precizarea că, în ciuda enormelor progrese ale biologiei moleculare, fenomenul desemnat prin expresia „viață a unui organism" este de o asemenea complexitate, încît nu dispunem pînă în prezent de o definiție riguroasă a sa, astfel că ne vom limita să caracterizăm sistemele vii prin acele însușiri esențiale, care să permită descrierea lor termodinamică. Vom răspunde deci doar la întrebarea „care sînt caracteristicile fizice definitorii ale sistemelor vii?".

Termodinamica se ocupă numai de sisteme macroscopice, care constau dintr-un număr foarte mare (dar, în mod evident, finit) de atomi și molecule ce interacționează cu precădere prin forțe cu rază mică de acțiune, așa cum sînt forțele interatomice și intermoleculare, de natură electrostatică. Aceste sisteme sînt separate de mediul înconjurător prin limite ale căror proprietăți determină relațiile sistemului cu exteriorul. Astfel, acele sisteme ce pot schimba cu exteriorul și substanțe și energie, de exemplu energie radiantă, sînt *deschise*, în timp ce sistemele care nu au cu exteriorul decît schimburi de energie, dar nu și de substanțe, sînt *închise*. Se mai definesc și sisteme *izolate*, care nu schimbă cu exteriorul nici substanțe și nici energie, dar acestea sînt doar o abstractizare utilă pentru simplificarea descrierilor termodinamice. Pereți perfect izolatori nu există, iar interacția unui sistem cu exteriorul poate fi chiar fără un contact între molecule, prin cîmpuri de forțe, așa cum este cîmpul gravitațional, astfel încît nici un sistem real nu este izolat. Cele trei tipuri de relații ale unui sistem termodinamic cu exteriorul sînt simbolizate în fig. 1. (pag. 17).

Din punct de vedere al structurii lor interne, sistemele pot fi *izotrope*, atunci cînd proprietățile lor variază la fel după orice direcție din spațiu, sau chiar *omogene*, atunci cînd în orice domeniu spațial al lor, au aceleași caracteristici. Ca exemple simple de sisteme omogene și izotrope, putem cita lichide sau gaze aflate în echilibru. Un sistem izotrop, dar neomogen, poate fi în jurul unei surse de căldură (punctiformă sau sferică), ce radiază uniform după toate direcțiile din spațiu, de exemplu în jurul unui astru. Atunci cînd proprietățile unui sistem variază în spațiu, el este neomogen și/sau anizotrop.

Toate *sistemele biologice sînt deschise*, viața nefiind posibilă fără permanente schimburi de substanțe și de energie între organism și mediul ambiant. Referitor la aceste schimburi, merită insistat asupra faptului că absolut orice sistem viu extrage din exterior energia pe care o utilizează în mod specific și direcționat spre a se menține, a crește și a se permanentiza în timp prin reproducere. Aceste sisteme, privite în ansamblul lor, sînt structuri dinamice dependente

de o continuă disipare de energie din mediu, structuri pe care I. Prigogine le-a denumit *disipative*.

Dependența puternică a sistemelor vii de mediul ambiant explică raritatea, la scară cosmică, a fenomenului viață, pentru a cărui manifestare trebuie întrunite condiții foarte restrictive. În

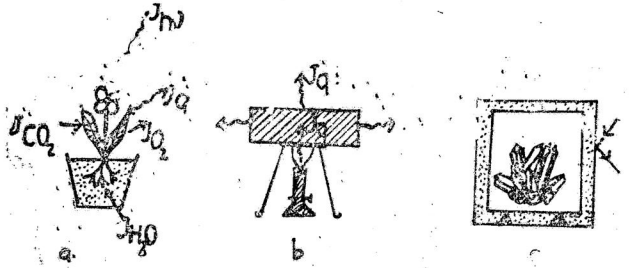


Fig. I.1. Exemple de relații între un sistem și exterior : a) sistemul „plantă" este *deschis* între el și exterior fiind fluxuri de substanțe (J_{O_2}, J_{CO_2} etc.) și de energie (absorbție de energie radiantă solară $J_{h\nu}$ și degajare de căldură J_q) ; b) sistemul „cărămidă" este *închis*, el schimbînd cu exteriorul numai fluxuri de căldură (J_q) ; c) un cristal protejat de o incintă cu pereți termoizolatori (adiabatică) poate fi considerat drept un sistem *izolat*, fără schimburi cu exteriorul.

ciuda unor ample eforturi de cercetare, pînă în prezent nu există vreo dovadă directă și certă a existenței extraterestre a vieții. Pe de altă parte, variabilitatea și fantastica diversitate a formelor de viață pe pămînt este, desigur, consecința condițiilor de mediu foarte diferite.

În ceea ce privește alcătuirea internă a sistemelor vii, cercetările morfologice — mergînd pînă la puterea de rezoluție de ordinul dimensiunilor moleculare, pe care o au mijloacele actuale de investigare — au relevat profunda neomogenitate și anizotropie a materiei vii. Cea mai frapantă caracteristică a acesteia este înalta sa structurare internă, căreia i se poate constata și o evoluție ascendentă în timp, atît la scara existenței fiecărui organism, cît și a lumii vii în ansamblu. Explicarea organizării interne a sistemelor biologice și a modului de evoluție a lumii vii reprezintă un obiectiv fundamental de maximă dificultate al întregii biologii teoretice și, în particular, al termodinamicii biologice. Din punct de vedere strict fizic, structurarea sistemelor vii înseamnă *compartimentarea* avan-

sată a mediului lor intern, ceea ce face posibilă desfășurarea simultană a numeroase transformări chimice, care pot decurge adesea în sensuri contrare, așa cum este cazul reacțiilor de sinteză și al celor de descompunere chimică. În fig. I.2 este ilustrată compartimentarea profundă a materiei vii, în cazul vegetalelor.

Fenomenul „viață" se manifestă la nivel de organisme, capabile de dezvoltare autonomă și de reproducere, diferitele subsisteme ale unui organism deosebindu-se radical de acesta tocmai prin imposibilitatea unei existențe autonome. Dimensiunile organismelor sînt

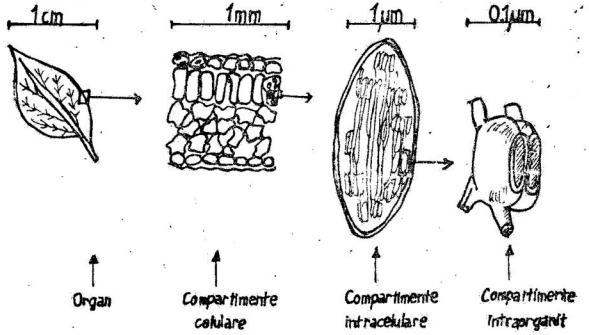


Fig. I.2. Compartimentarea materiei vii, ilustrată în cazul plantelor. Dintre multele compartimente intracelulare, este reprezentat un cloroplast (vezi § III.1), în interiorul căruia membranele tilacoidale delimitează numeroase alte compartimente distincte.

extrem de variabile (fig. I.3), de la 10^{-7} m, în cazul celor mai mici unicelulare, din genurile *Mycoplasma* și *Ricketsia*, pînă la zeci de metri, cît au copacii și unele balene. Indiferent de dimensiuni însă, orice organism conține un număr suficient de mare de atomi și molecule, încît să fie considerat drept „macroscopic" (în accepțiunea fizică a acestui termen). Astfel, chiar într-un unicelular de la limita inferioară a scării de dimensiuni din fig. I.3, a cărui masă este aproximativ 10^{-16} kg, sînt cîteva zeci de miliarde de atomi.

În compoziția tuturor celulelor intră aceleași elemente chimice ca și în materia anorganică, dar proporțiile în care intervin acestea

sînt foarte diferite față de totalitatea scoarței terestre. Astfel peste 99% din masa materiei vii este formată din numai șase elemente: H, C, O, N, P și S, dintre care carbonul, fără a fi cel mai abundent,

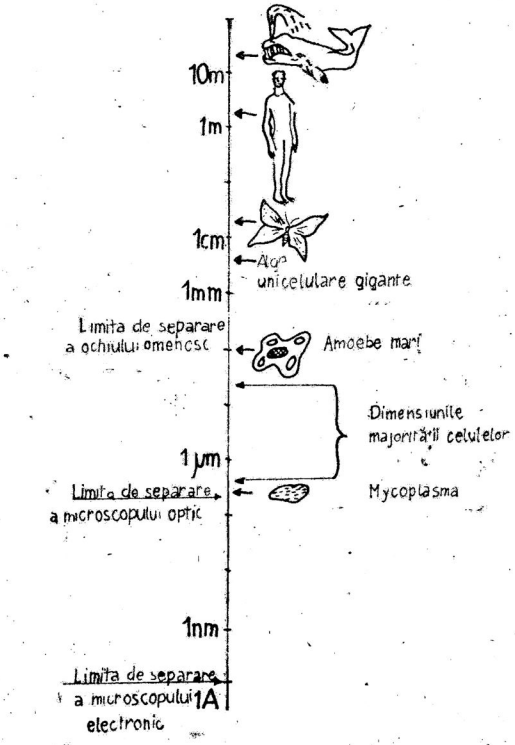


Fig. I.3. Intervalul de dimensiuni ale diferitelor tipuri de organisme.

este cel mai specific. Într-adevăr, enorma diversitate a moleculelor organice provine, în special, din capacitatea atomilor tetravalenți de carbon de a forma între ei înșiși legături covalente. În materia vie se găsește o mare cantitate de molecule organice, din care se sintetizează mai întîi molecule organice simple, iar apoi macromoleculele specific biologice, numite pe scurt biomolecule.

O caracteristică esențială a materiei vii este conținutul său extrem de mare de apă. Aceasta reprezintă în jur de 70% din masa tuturor organismelor, o parte similară, prin coincidență, cu fracțiunea din suprafața Pămîntului pe care o ocupă mările și oceanele. Apa intervine în practic toate funcțiile organismelor, dar ceea ce interesează din punct de vedere al organizării materiei vii la nivel molecular este faptul că, fiind într-o proporție atît de mare în citoplasma oricărei celule, apa reprezintă mediul în care sînt dispersate biomoleculele. Interacția dintre ele și acest „solvent" determină în cea mai mare măsură autoagregarea biomoleculelor sub forma unor structuri supramoleculare (vezi Cap. IV).

În ceea ce privește componenții organici, care sînt cei cu adevărat proprii materiei vii, aceștia se prezintă majoritar sub forma unor molecule foarte mari — macromolecule — cu masa cuprinsă între 10^3 și 10^9u. În ansamblul materiei vii este un număr fantastic de mare — estimat a fi de ordinul a 10^{12} — de macromolecule diferite din punct de vedere chimic între ele, dar, pe baza asemănărilor de structură, proprietăți și funcții, acestea pot fi grupate în numai cîteva clase : proteine, acizi nucleici, lipide, zaharuri.

Majoritatea macromoleculelor din materia vie sînt biopolimeri, adică lanțuri moleculare de diferite lungimi, realizate prin legarea covalentă a unor molecule organice mici (monomerii), ce au rolul de unități — asemenea între ele, dar nu identice — din a căror repetare se realizează lanțul polimeric. Se poate afirma că materia vie este clădită din „cărămizi" de numai patru tipuri : aminoacizi (în număr de 207, baze azotate (5), monozaharide și acizi grași. Chiar dacă mai adăugăm și alte „accesorii" moleculare, cum ar fi glicerolul, colina etc., numărul moleculelor de bază din care se realizează o arhitectură atît de diversificată, cum este aceea a organismelor, apare extrem de redus.

Universalitatea unităților monomerice, ca, de altfel, și a principalelor mecanisme metabolice prin care toate celulele își desfășoară viața — dintre care unele vor fi discutate în Cap. II și III — exprimă originea comună a întregii materii vii. Faptul că în toate organismele este numai un număr foarte mic de molecule organice de bază explică și de ce principala modalitate de interacție dintre sistemele biologice

este transferul de masă, prin care substanțele din alcătuirea unui organism sînt preluate de un altul, care se auto-clădește pe bază lor.

Referitor la alcătuirea sistemelor vii, trebuie subliniat caracterul ierarhizat al structurilor biologice, ilustrat în fig. I.4. Nivelul celular de organizare este fundamental pentru întreaga materie vie, deoarece la nivel celular se manifestă deja toate procesele biologice esențiale. Însă, pentru organismele pluricelulare, definitoriu este nivelul organismic, la care se manifestă capacitatea de existență autonomă și de reproducere. De fapt, nici un organism nu poate exista singur, viața manifestîndu-se întotdeauna în sisteme biologice de nivel supraindividual — ecosistemele — formate din organisme de diferite specii, care concură și cooperează în utilizarea resurselor mediului fizic ambiant.

Pentru caracterizarea termodinamică a sistemelor vii este important de remarcat că în interiorul oricărui organism, fie animal, fie vegetal, nu există diferențe semnificative de temperatură. Cu excepția păsărilor și a mamiferelor, a căror temperatură a corpului se menține constantă — ele fiind organisme homeoterme —, la toate celelalte organisme temperatura variază odată cu aceea a mediului, dar viteza acestor variații de temperatură este neglijabil de mică față de viteza proceselor metabolice și, oricum, în întregul organism este aceeași temperatură. De aceea, se poate afirma că procesele chimice metabolice decurg în condiții izoterme. De asemenea, se poate considera că aceste procese au loc și în condiții aproximativ izobare căci, deși organismele ce trăiesc pe fundul oceanelor se află la o cu totul altă presiune ambiantă decît organismele terestre, pentru fiecare organism și, cu atît mai mult, în interiorul său, presiunea variază foarte puțin. Aceste precizări sînt hotărîtoare pentru alegerea mărimilor termodinamice adecvate descrierii transformărilor din sistemele vii.

Funcționarea izotermă a organismelor este obligatorie pentru menținerea integrității structurale și, implicit, funcționale a biopolimerilor, căci conformația lor spațială, realizată prin interacții moleculare slabe, așa cum sînt punțile de hidrogen, este foarte sensibilă la variații de temperatură. Astfel, atît ADN-ul din nucleele celulare (în a cărui structură dublu helicoidală este înscrisă informația genetică), precum și proteinele cu rol reglator al proceselor metabolice (enzimele), își schimbă conformația spațială la temperaturi între 45 și 50°C, pierzîndu-și odată cu aceasta funcționalitatea.

În cadrul metabolismului celular se petrec numeroase reacții exoenergetice — de exemplu, reacții de oxidare și de hidroliză — prin care se eliberează cantități mari de energie, dar, în materia

vie, ele sînt nemijlocit cuplate cu procese endoenergetice — reacţii de reducere şi de condensare —, astfel încît temperatura rămîne cu mult sub valorile de combustie din condiţiile în care procesul exoe-

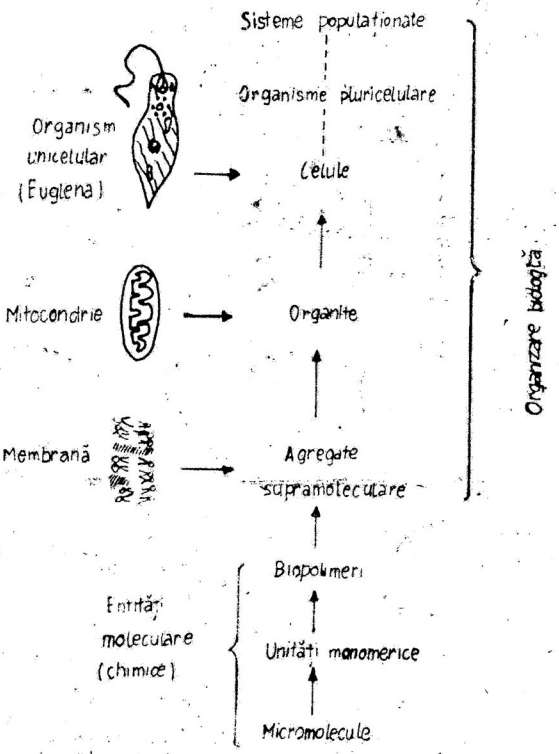


Fig. I.4. Ierarhia nivelelor de organizare a materiei vii.

nergetic s-ar desfăşura singur. Cuplajul dintre procese cu sensuri opuse, asupra căruia vom reveni pe larg în Cap. II şi III, permite deci ca reacţiile exoenergetice să nu fie decît slab exoterme.

Pe de altă parte, în celule se desfăşoară, la temperaturi nefiresc de scăzute, numeroase reacţii endoenergetice, care necesită în condiţii abiologice temperaturi cu mult mai mari. Acest lucru este posibil, datorită catalizării respectivelor reacţii de către enzime specifice. Orice transformare chimică a unor reactanţi în produşi reprezintă, la nivel molecular, trecerea dintr-o stare de minim energetic în altă stare, ce corespunde şi ea tot unei valori minime a energiei ansamblului de particule (fig. I.5). Între cele două stări nu se poate trece

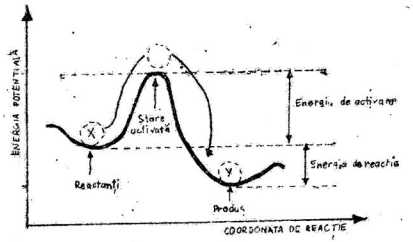


Fig. I.5. Variaţia energiei unui ansamblu de molecule, la transformarea lor din reactanţi (X), în produşi (Y).

însă decît atunci cînd reactanţii capătă, pe baza agitaţiei termice un surplus de energie care să le permită depăşirea barierei de potenţial care separă cele 2 stări. Efectul enzimelor este de a diminua mult bariera energetică, datorită situării reactanţilor într-un cadru structural — locul catalitic al enzimei — în care potrivirea lor spaţială favorizează transformarea.

O altă caracteristică a transformărilor moleculare din materia vie este faptul că se desfăşoară sub forma unor succesiuni de reacţii consecutive. Produsul unei reacţii, este reactant iniţial pentru alta, iar diferitele succesiuni de reacţii sînt interconectate prin intermediari comuni, formînd o reţea unică de reacţii metabolice ale organismului respectiv. Din punct de vedere biologic, această interconectare reprezintă baza moleculară a integralităţii organismelor, a faptului că acestea se comportă ca entităţi dinamice distincte, caracterizate de o strictă coeziune funcţională a unei multitudini enorme de procese elementare.

Ca o concluzie a caracteristicilor fizico-chimice discutate, se poate spune că organismele sînt sisteme deschise şi izoterme de molecule organice şi anorganice, ce posedă o structură internă ierarhizată. Această structură ia naştere la nivel molecular prin autoasamblarea componenţilor macromoleculari, iar în totalitatea ei este disipativă, menţinîndu-se numai pe baza unui flux permanent de energie ce traversează sistemul. Astfel de sisteme utilizează în mod direcţionat energia preluată din mediu, funcţionînd optimizat şi fiind capabile de auto-reproducere. Această caracterizare foarte succintă reprezintă desigur, o reducţie drastică a complexităţii şi a varietăţii organismelor, cărora ne-am limitat să le evidenţiem numai acele caracteristici absolut generale, care să permită abordările energetice.

I.3. ORIGINILE PRE-BIOLOGICE ALE SISTEMELOR VII

Concluzia generală a paragrafului precedent este că sistemele vii reprezintă o formă de organizare a materiei, net distinctă faţă de materia anorganică din ansamblul Universului, ceea ce, de altfel, este o realitate evidentă. Ca o consecinţă logică, se pune problema modului în care a apărut pe Pămînt — şi, posibil, în alte domenii similare ale Universului — această organizare specială a unor sisteme capabile să preia din mediu energie liberă şi materiale „brute", pe baza cărora să se auto-reproducă.

Întrebarea „cum a apărut viaţa?" este atît de fundamentală, încît ea preocupă mintea omenească încă din prima copilărie a acestei unice specii gînditoare. Mărturie în acest sens sînt legendele „facerii" lumii şi a omului, prezente în toate mitologiile. O primă tentativă de răspuns materialist a constituit-o afirmaţia „generaţiei spontane" a organismelor simple, presupuse a apărea de la sine în mediii considerate propice, umede şi calde.

Naivitatea acestor concepţii a devenit însă evidentă, după ce, pe la mijlocul secolului trecut, L. Pasteur a arătat că înseşi mediile cele mai propice pentru cultura bacteriilor rămîn sterile atît timp cît nu sînt inoculate cu germeni bacterieni. Experienţele sale au fost atît de concludente, încît au determinat — pentru un timp — o pierdere a interesului oamenilor de ştiinţă faţă de problema apariţiei vieţii într-un mediu iniţial anorganic, afirmaţia „omnis cellula e cellula" (orice celulă provine dintr-o celulă), impunîndu-se drept un principiu strict. Ca o consecinţă a acestei adevărate dogme, referitor la originea vieţii pe Pămînt, a căpătat audienţă teoria „panspermiei", conform căreia viaţa s-ar fi propagat de la un sistem solar la altul prin spori ai microorganismelor, vehiculaţi de meteoriţi sau de praful cosmic.

Teoria panspermiei are şi în prezent promotori de prestigiu, aşa cum este astrofizicianul englez Fred Hoyle, avansîndu-se chiar şi ideea hazardată că Pămîntul, ca şi alte planete, probabil, au fost în mod deliberat „însămînţate" cu germenii vieţii de către fiinţe inteligente din sisteme solare aflate într-un stadiu de evoluţie cu cîteva miliarde de ani înaintea noastră. Unei, astfel de „panspermii direcţionate" îi atribuie celebrul genetician F. Crick faptul că molibdenul — element extrem de rar în scoarţa terestră — este esenţial pentru funcţionarea diferitor enzime cu rol major în organisme.

Astfel de teorii pot, de la caz la caz, fie să stimuleze asocieri interesante de observaţii, fie să apară drept speculaţii sterile, dar, din păcate, ele nu pot oferi decît o aminare a răspunsului la problema apariţiei vieţii, sau o deplasare a contextului analizei, de la condiţiile terestre, la acelea din alte teritorii ale Universului. Realitatea incontestabilă este că Pămîntul se dovedeşte adecvat pentru tipul de viaţă existent aici deci chiar dacă aceasta nu a apărut din materia anorganică pe Pămînt, trebuie să fi apărut pe o planetă cu condiţii fizico-chimice asemănătoare. Apare astfel pe deplin justificat efortul de a explica originea pre-biologică a vieţii în condiţiile evoluţiei cunoscute a Pămîntului.

Din punct de vedere conceptual, cea mai importantă contribuţie la explicarea originii vieţii pe Pămînt aparţine biochimistului sovietic A. I. Oparin şi celui englez J. B. S. Haldane care, în 1924 şi, respectiv, în 1929, au afirmat că primele sisteme vii au putut apărea din materia nevie numai în condiţiile unei atmosfere reducătoare, lipsită de oxigen liber şi, în mod evident, în absenţa competiţiei cu organisme pre-existente. Astfel, ei au eliminat teza naivă a generaţiei spontane în condiţiile terestre actuale, subliniind că primele sisteme vii au apărut din materia anorganică într-un ansamblu bine definit de condiţii fizico-chimice, existente pe Pămîntul primitiv, pe care le-a modificat ulterior însăşi prezenţa organismelor. Aşa cum vom vedea, odată apărută pe Pămînt, viaţa a modificat radical acele condiţii în care a putut lua naştere din materia anorganică, ulterior formele de viaţă schimbîndu-se şi evoluînd odată cu mediul lor de existenţă.

Avînd în vedere caracteristicile cunoscute ale sistemelor vii, problema apariţiei unor celule din materia anorganică comportă cinci etape principale, succesive: 1) apariţia atomilor componenţi, adică a planetei cu o atmosferă gazoasă care să-i conţină; 2) sinteza

în această atmosferă a monomerilor organici (aminoacizi, zaharuri, baze azotate); 3) polimerizarea monomerilor în mediu apos, pînă la apariția unor lanțuri primitive de polimeri (proteine și acizi nucleici); 4) delimitarea de mediu a unor „picături" conținînd acești polimeri, în care se desfășurau reacții chimice specifice ce reprezentau prima formă de metabolism; picăturile înseși fiind niște protobionți; 5) constituirea ansamblului de auto-reproducere, care să asigure transmiterea capacităților metabolice de la o generație la următoarea.

Desigur că, în contextul acestei cărți, nu putem aborda multiplele detalii concrete ale celor cinci etape, despre a căror elucidare trebuie spus că este încă doar parțială și neuniformă. Corespunzător obiectivului nostru general, evidențiem doar aspectele energetice ale acestei evoluții prebiologice, relevînd ce forme de energie au fost implicate în apariția primordială a materiei vii.

Conform concepțiilor cosmogonice actuale, sistemul solar a luat naștere prin colapsarea unui nor rece de gaze și praf, care s-a turtit prin rotație și a căpătat, datorită atracției gravitaționale, un miez concentrat (proto-Soarele) în centru. Acest nor s-a încălzit, în special datorită eliberării energiei gravitaționale și, în mai mică măsură, datorită radioactivității unora dintre atomii săi. În afara Soarelui, constituit în centrul acestui nor aflat în rotație, alte neomogenități locale au devenit puncte de agregare pentru formarea planetelor. Compoziția planetelor exterioare mari (Jupiter, Saturn etc.) este, probabil, similară cu a norului inițial, deoarece conținutul lor în elemente este apropiat de acela al Universului în ansamblu. Planetele interioare mici (Mercur, Venus, Pămînt și Marte) sînt mai bogate în elemente grele și mai sărace în gaze ușoare (He, Ne) pe care le-au pierdut în spațiul cosmic, datorită atracției gravitaționale mai slabe.

Gravitația redusă și temperatura ridicată au făcut ca majoritatea componenților volatili ai Pămîntului să se piardă, la puțin timp după agregarea acestuia ca planetă, în urmă cu aproximativ 4,6 miliarde de ani. Prin acest proces, abundența relativă a oxigenului a fost mult crescută, datorită faptului că el se găsea fixat în silicați nevolatili.

Inițial, suprafața fierbinte a Pămîntului nu permitea existența apei lichide, dar, după scăderea temperaturii exterioare sub punctul de fierbere al apei, aceasta, degajată din interior ca vapori, s-a condensat, formînd oceanele primare ale planetei. Prin descompunerea diferitelor minerale componente, s-au degajat gazele din care, s-a format o a doua atmosferă a Pămîntului: vapori de apă, metan, mono- și dioxid de carbon, amoniac, azot și hidrogen sulfurat. În

această atmosferă, cu caracter chimic reducător, au putut lua naștere componenții organici ai materiei vii. După cum a subliniat J. Haldane, oxigenul din atmosfera actuală a Pămîntului este produsul organismelor fotosintetice, a căror apariție a schimbat caracterul atmosferei, din reducător, în oxidant.

Studiul originii vieții a devenit subiect de cercetare de laborator după ce, în 1952, fizico-chimistul american H. C. Urey a reluat ipoteza Oparin-Haldane și a întreprins, împreună cu colaboratorul său S. L. Miller, experiențe menite să verifice dacă sursele de energie presupuse a fi existat în condițiile atmosferei reducătoare a Pămîntului, nu pot da naștere precursorilor organici ai materiei vii. Rezultatul remarcabil al acelor experiențe, devenite celebre, a fost că descărcările electrice prelungite într-un amestec gazos de hidrogen, metan, amoniac și apă determină sinteza de aldehide, acizi carboxilici și aminoacizi. S-a demonstrat astfel că, dintre sursele posibile de energie și anume: radioactivitatea naturală, radiațiile cosmice și cele ultraviolete, undele de șoc ale căderilor meteoritice, căldura provenită din erupțiile vulcanice și descărcările electrice, cel puțin ultima este efectiv capabilă să producă sinteza monomerilor din care sînt formați biopolimerii.

Înțelegerea modului de apariție a biopolimerilor prezintă și ea dificultăți considerabile, căci polimerizarea este o reacție de condensare prin care se elimină apă și deci, în mod normal, în mediu apos este favorizată tocmai reacția inversă de depolimerizare. Însă, dacă monomerii sînt adsorbiți pe suporturi solide, așa cum sînt argilele și, mai ales, dacă se realizează cuplajul cu o reacție donoare de energie, așa cum este hidroliza polifosfaților, polimerizarea devine posibilă, după cum au demonstrat A. Katchalsky și Mela Paecht, de la Institutul Weizmann din Israel.

Atunci cînd, în oceanul primordial, concentrația macromoleculelor organice a devenit suficient de mare, ajungîndu-se la așa-numita „supă (organică) Haldane", acestea s-au segregat de mediul apos sub forma unor picături coloidale — coacervatele. A. Oparin și colaboratorii săi au arătat că aceste coacervate sînt mai stabile atunci cînd intră în ele din mediu monomeri care, în interior, sînt polimerizați. Se constituie astfel imaginea unei forme primitive de metabolism, prin care protobionții pre-celulari includ și utilizează materie organică din mediu.

După cum am subliniat în paragraful anterior, cele două însușiri absolut definitorii ale oricărui sistem viu, în particular ale celulelor, sînt capacitatea de metabolizare și aceea de reproducere. Pe termen scurt, o celulă există ca sistem disipativ, datorită metabolismului său, prin care rearanjează atomii compușilor pe care îi

ingeră, formînd molecule necesare menținerii sale. Pe termen lung însă, forma de viață respectivă se menține numai avînd capacitatea de reproducere, prin care dă naștere unor „descendenți" cu însușiri biochimice similare. În ceea ce privește apariția capacității de reproducere, nu există pînă în prezent nici o simulare de laborator, iar primele ei stadii de evoluție ne sînt complet ascunse de faptul că pînă și cele mai simple unicelulare, existente în prezent, posedă același tip de echipament genetic ca și organismele superioare. Cunoscutul fizico-chimist german M. Eigen a propus unele variante posibile de evoluție în paralel a ansamblurilor de enzime și de acizi nucleici, prin care să se ajungă la mecanismul actual de replicare pe matriță al ADN, dar acestea fiind încă predominant speculative și problema cu totul nevizînd în mod direct aspectele energetice, nu o vom detalia.

Referitor la evoluția capacității de preluare a energiei libere din mediu, este foarte probabil ca primele organisme să fi fost unicelulare de tipul bacteriilor anaerobe actuale din genul *Clostridium*, total dependente de materia organică din mediu, produsă pe cale abiologică. Microfosile ale acestor bacterii au fost găsite în cele mai vechi roci sedimentare cunoscute, apărute la aproximativ un miliard de ani după constituirea Pămîntului ca planetă. Aceste bacterii efectuau, probabil, glicoliza anaerobă, obținînd pe această cale polifosfații necesari sintezelor chimice, de tipul ATP (adenozintrifosfatul).

Polifosfații, apăruți și ei din molecule mai simple sub influența energiei radiațiilor ultraviolete și a descărcărilor electrice, s-au găsit în „supa organică" inițială în cantități suficiente pentru a permite procesele de polimerizare, dar au ajuns ulterior deficitari, datorită consumării lor în sintezele de polimeri. Glicoliza anaerobă s-a impus atunci ca o alternativă de obținere a polifosfaților, pe seama descompunerii glucozei, apărută tot din substanțe anorganice. Atunci cînd și glucoza a ajuns deficitară în mediu, s-a constituit mecanismul de sinteză a ei de către celule, prin reducerea dioxidului de carbon și combinarea lui cu hidrogen. Pentru aceste reduceri servea energia radiațiilor luminoase solare, captată și utilizată de către celule vii, capabile să efectueze astfel fotosinteza de substanțe organice. Inițial, este cel mai probabil ca hidrogenul utilizat în fotosinteză să fi provenit din descompunerea hidrogenului sulfurat, printr-o modalitate utilizată și în prezent de bacteriile sulfuroase verzi și roșii. Apoi s-a trecut la forma mai elaborată, aproape unică în prezent, de obținere a hidrogenului din descompunerea apei.

Prin această descompunere se eliberează oxigen care, degajîndu-se în atmosferă, a făcut-o să devină oxidantă, așa cum este și

în prezent. Într-o atmosferă oxidantă nu mai sînt posibile procesele de sinteză abiologică directă, prin care a apărut inițial materia organică, fotosinteza efectuată de către celulele vii rămînînd, practic unica modalitate de captare a energiei necesare sintezei de compuși organici, din substanțe anorganice.

Sub influența radiațiilor ultraviolete solare, din oxigenul degajat în atmosferă prin fotosinteză, în straturile superioare ale acesteia s-a format ozonul (O_3), ce constituie un ecran care absoarbe majoritatea radiațiilor ultraviolete cu lungimi de undă mici, deci cu energii mari. Acest ecran, pe de o parte protejează celulele vii de radiațiile UV care le pot fi letale, iar pe de altă parte, elimină una dintre principalele surse de energie, implicată în procesele prebiologice de sinteză.

Vedem astfel cum însăși evoluția incipientă a materiei vii a anulat în mod ireversibil condițiile în care i-a fost posibilă apariția într-un mediu anorganic. Odată cu aceasta, s-a schimbat la fel de ireversibil și natura energiei de care depinde materia vie în ansamblul ei : inițial, principala sursă de energie au constituit-o descărcările electrice și radiațiile electromagnetice cu lungimi de undă mici, pentru ca ulterior să se impună radiațiile electromagnetice din domeniul vizibil, în care se situează maximul de emisie al Soarelui (vezi Fig. V.1.)

Imaginea actuală asupra modului în care s-au constituit pe Pămînt sistemele vii conține încă multe incertitudini, fiind, în mod inevitabil, doar un „scenariu posibil" și nu unica „versiune autorizată" a apariției vieții, căci acest proces excepțional nu a lăsat urme care să-l povestească, ci el trebuie reconstituit din date indirecte. Scenariul este însă nu numai plauzibil și coerent, ci și stimulator pentru aprofundarea cercetărilor.

CAPITOLUL II

TERMODINAMICA „MAŞINILOR VII"

Atunci cînd, la începutul secolului trecut, au apărut maşinile termice, capabile să efectueze travaliu mecanic pe seama căldurii rezultate din arderea combustibililor, omenirea a intrat într-o etapă calitativ superioară de folosire a resurselor naturii, devenind în măsură să realizeze şi să utilizeze conversii complexe de energie. Anterior acestei revoluţii industriale, forţa vîntului fusese de mult timp folosită pentru deplasarea corăbiilor, iar morile — de apă şi de vînt — au dat naştere, încă din antichitate, unui maşinism incipient. De asemenea, arderea combustibililor vegetali pentru încălzire se practică din zorii civilizaţiei umane, dar în aceste procese nu se petrec decît transformări fizice atît de simple, încît nu sugerau vreo conexiune între diferitele tipuri de „forţe", presupuse a se manifesta în natură. Posibilitatea ca, prin arderea combustibililor, să se obţină nu doar căldură, ci şi efecte mecanice, a determinat constituirea unui nou capitol al fizicii — *termodinamica* — ce studiază transformarea reciprocă a diferitelor forme de mişcare ale materiei, cu referire specială la mişcarea termică.

Termodinamica este de o importanţă esenţială pentru biologie, căci orice organism se comportă ca un sistem în care se petrec permanente şi foarte complexe transformări de energie.

II.1. PRINCIPIILE TERMODINAMICII — LEGI GENERALE ALE NATURII

Generalizarea constatărilor experimentale legate de funcţionarea maşinilor cu aburi a condus la afirmarea, sub forma unor postulate, a imposibilităţii de a se genera travaliu de un tip oarecare fără să se consume nimic, precum şi a imposibilităţii ca o

cantitate de căldură să se transforme integral în travaliu. Astfel enunţate, aceste două postulate, denumite *principiile* I şi II ale termodinamicii, par să exprime doar limite ale posibilităţilor maşinilor; în realitate însă, ele au semnificaţie cu mult mai profundă, descriind catacteristici fundamentale ale naturii însăşi şi putînd să fie formulate ca legi fizice de cea mai largă generalitate.

Principiul I al termodinamicii arată că toate acţiunile pe care le poate efectua un sistem (deplasări mecanice, producere de căldură, generare de curenţi electrici etc.), ca şi toate transformările pe care le poate suferi, reprezintă diferite forme ale variaţiei unui parametru ce caracterizează fiecare stare a sistemului: *energia sa internă* (U). La scară atomo-moleculară, U reprezintă suma energiilor de mişcare ale moleculelor, a energiilor lor de interacţie (atît între ele, cît şi cu cîmpuri de forţe exterioare), precum şi a energiilor intramoleculare (ale legăturilor chimice) şi intraatomice ale particulelor ce alcătuiesc sistemul.

În cazul sistemelor izolate, energia internă rămîne constantă, diferitele tipuri de energii atomo-moleculare transformîndu-se unul în altul. Energia internă a sistemelor neizolate variază la trecerea dintr-o stare în alta cu o cantitate dU, egală cu suma algebrică a schimburilor de căldură (dQ), de lucru mecanic (dL_m), de energie electrică (dL_e), chimică (dL_{ch}) etc. Deci:

$$dU = dQ + dL_m + dL_e + dL_{ch} + \ldots$$

În această relaţie, oricare dintre mărimile din membrul drept este pozitivă atunci cînd sistemul primeşte respectiva formă de energie şi negativă, atunci cînd o cedează. Variaţia energiei interne datorită unor transformări (bio)chimice care au loc în condiţii izoterme şi izobare, aşa cum am văzut că sînt în organisme, poate fi măsurată prin intermediul căldurii degajate în aceste condiţii (dQ_p) şi se numeşte variaţie a *entalpiei* (H) a sistemului: $dH = dQ_p$.

Introducînd ideea echivalenţei diferitelor tipuri de travaliu (mecanic, chimic etc.) şi a căldurii, principiul I al termodinamicii a făcut să dispară o presupusă singularitate a lumii vii. Afirmînd aceasta, avem în vedere faptul că, pînă la începutul secolului trecut, diferitele funcţii biologice (creştere, locomoţie, multiplicare etc.) ale organismelor apăreau drept tot atîtea ipostaze ale „forţei vitale" ce ar anima organismele; după formularea principiului de transformare calitativă a energiei, care se conservă din punct de vedere cantitativ, însuşi conceptul de forţă vitală a apărut desuet şi fără obiect.

Trebuie remarcat că, deşi căldura şi variatele forme de travaliu sînt echivalente din punct de vedere cantitativ, căci reprezintă

modalități diferite de variație a aceluiași parametru al sistemului — energia sa internă, între ele este o puternică neechivalență calitativă. Astfel, schimbul de căldură exprimă variația energiilor de interacție între moleculele sistemului și a energiilor de agitație termică a moleculelor, adică a unor energii dezordonate, ce diferă de la o moleculă la alta. Pe de altă parte, lucrul mecanic exprimă variația ordonată a energiilor unui mare număr de molecule ale sistemului, eventual chiar a tuturor. Întrucît, prin frecări, mișcările moleculare ordonate se dezordonează, lucrul mecanic se poate transforma integral în căldură, în timp ce căldura nu se poate transforma decît parțial în lucru mecanic, nefiind posibile orientarea și ordonarea spontană a mișcărilor moleculare.

Principiul al II-lea al termodinamicii generalizează constatarea practică a acestei imposibilități, arătînd că numai o parte din energia internă a unui sistem este *liberă* să fie convertită în forme utile de travaliu, o altă parte fiind *legată* în sistem ca energie a agitației termice a moleculelor. Această energie legată se exprimă ca produsul dintre temperatură (T) și un parametru de stare — *entropia* (S) — ce indică gradul de dezordine al componenților moleculari ai sistemului: S este cu atît mai mare cu cît moleculele sistemului sînt într-o stare mai dezordonată. Deci energia legată în sistem este $T \cdot S$, iar partea liberă, efectiv convertibilă în travaliu este:

$$F = U - T \cdot S$$

În condiții izobare, energia convertibilă în travaliu se exprimă ca entalpie liberă (numită și energie liberă Gibbs): $G = H - T.S$.

Spre deosebire de energie, entropia nu se conservă, ci, prin orice proces care se produce într-un sistem izolat, ea crește: $dS > 0$, rămînînd constantă la valoarea maximă atinsă atunci cînd sistemul a ajuns în starea de echilibru, cînd în interiorul său nu se mai produce nici o transformare: $dS_{ech} = 0$. La nivel molecular, creșterea entropiei exprimă dezorganizarea progresivă a sistemelor izolate, odată cu care energia lor liberă scade, devenind minimă în starea de echilibru. Aspectul cel mai important de reținut este că un sistem ajuns în starea de echilibru nu mai poate efectua nici un travaliu, efectuarea oricărei acțiuni realizîndu-se numai de către sistemele ce evoluează către echilibru. Pentru a face mai puțin abstractă această afirmație, este suficient să ne gîndim că paletele unei turbine pot fi învîrtite numai de apa care tinde să ajungă de la un nivel mai ridicat la nivelul mai scăzut, dar, odată ajunsă în acea stare de echilibru, este evident că respectiva apă nu mai poate avea vreun efect asupra turbinei.

Variația entropiei unui sistem neizolat este rezultanta a doi termeni: o creștere a entropiei datorită proceselor ce au loc în interiorul sistemului ($d_iS > 0$) și un flux de entropie legat de schimburile de căldură cu exteriorul: $d_eS = (dQ/T) \lesseqgtr 0$. Deoarece schimburile de căldură ale oricărui sistem pot fi în ambele sensuri, acest termen poate să fie atît pozitiv, atunci cînd sistemul primește căldură din exterior, cît și negativ, atunci cînd el degajă căldură. Primirea unei cantități de căldură determină intensificarea agitației termice din sistem, deci accentuarea dezordinii moleculelor sale, ceea ce se exprimă prin creșterea entropiei. În mod analog, un sistem care elimină în exterior căldură își scade entropia. Datorită termenului de schimburi cu exteriorul, d_eS, variația globală a entropiei unui sistem neizolat, adică suma celor doi termeni discutați anterior, poate să fie și negativă: $dS = d_iS + d_eS \lesseqgtr 0$, ceea ce înseamnă că entropia („dezordinea") sistemelor neizolate poate și să se diminueze, în timp ce în sistemele izolate ea crește întotdeauna.

Imediat după ce R. Clausius a formulat, în 1864, principiul al II-lea al termodinamicii ca „legea creșterii entropiei", a fost remarcată comportarea diametral opusă atît a fiecărui organism viu în parte cît și a biosferei în ansamblu, căci sensul de evoluție al acestora este către creșterea complexității structurale și a diversificării funcțiilor, deci către stări tot mai ordonate, cu entropie mai scăzută. Această observație a generat discuții lungi, dar, din păcate, complet sterile, privind o ipotetică neîncadrare a materiei vii în legile generale ale fizicii. Pe baza celor de mai sus, este însă clar că afirmația „orice proces determină creșterea entropiei sistemului în care se produce" este valabilă numai pentru sisteme izolate căci, chiar în sisteme fizice foarte simple care au schimburi cu exteriorul, entropia poate și să scadă. Astfel, apa lichidă, plasată într-un mediu cu temperatura mai mică de 0°C, se solidifică, trecînd în forma cristalină. Aceasta are entropie mai scăzută, căci posibilitățile de dispunere reciprocă a moleculelor sînt cu mult mai reduse decît în lichid. Este suficient să ne gîndim la ordinea și simetria încîntătoare a cristalelor din fulgii de zăpadă apăruți prin înghețarea apei, pentru a accepta fără rezerve ideea că sistemele care degajă în exterior căldură pot trece în stări mai ordonate, cu o dispunere spațială mai restrictivă a moleculelor.

După cum am văzut în Cap. I, toate organismele sînt sisteme deschise. Ele degajă în exterior căldură, dar aceasta nu este singura modalitate de a elimina în exterior entropie, căci între organisme și mediu sînt și permanente schimburi de substanțe. Mecanismele evoluției anti-entropice a materiei vii sînt considerabil mai complexe, pentru înțelegerea lor fiind necesare conceptele termodinamicii proceselor ireversibile, adecvate studierii sistemelor deschise. Însă,

înainte de a aborda această problemă, merită să ne oprim asupra descrierii bilanțurilor energetice ale organismelor, pe baza conceptelor introduse de termodinamica clasică, inițial pentru studiul mașinilor. În afară de interesul în sine al acestei descrieri, nu poate fi neglijat nici faptul că însăși constituirea termodinamicii clasice este direct legată și de o observație din domeniul bio-medical.

Într-adevăr, deși termodinamica a apărut în secolul trecut ca o teoretizare a termotehnicii, primul enunț general al principiului I îi aparține medicului german J. R. Mayer. Lucrînd în această calitate pe un vas ce naviga la tropice, el a observat că sîngele venos al pacienților este mai roșu — deci a lăsat mai puțin oxigen în țesuturi — față de aspectul normal din zonele temperate, mai reci. Gîndind asupra semnificației acestei „mărunte" observații, J. R. Mayer a ajuns la concluzia că în zonele calde consumul de oxigen în țesuturi este mai mic, căci organismul uman are nevoie de mai puțină energie metabolică pentru menținerea temperaturii corpului. Astfel, logica raționamentului său l-a condus mai întîi să considere organismul ca pe o mașină, a cărei funcționare depinde de schimburile cu exteriorul, iar apoi să formuleze teoria mecanică a căldurii și să enunțe legea generală a conservării energiei.

II.2. „MAȘINILE VII"

Faptul că, anterior revoluției industriale din secolul trecut, practic toată forța motrice utilizată de om provenea din travaliul muscular, fie propriu, fie al animalelor de tracțiune, împreună cu constatarea că nici omul și nici animalele nu își pot desfășura viața decît consumînd nutrimente organice, a acreditat de mult timp imaginea organismelor drept „mașini". Această idee a fost formulată în mod explicit de către medicul și filozoful materialist francez La Mettrie în 1747, în titlul cărții sale „Omul mașină", dar o putem decela încă la Homer. În cartea a 18-a din Iliada, zeul-fierar Hefaistos este descris înconjurat de fete din aur, care arată ca niște ființe adevărate, vorbesc și îl ajută pe creatorul lor. De la Homer, la Karel Čapek, care a introdus termenul „robot", imaginația scriitorilor a născut felurite mașini vii. În paralel cu aceasta, diferite activități ale organismelor au fost analizate prin comparație cu funcțiile, evident mai simple, ale mașinilor. Iar tipul de mașină cu care era comparat organismul animal a evoluat în paralel cu tehnica diferitelor perioade istorice, de la pîrghii și pompe, la mașinile termice și ajungînd pînă la sistemele electronice, cu a căror funcționare este asemănat adesea în prezent „homo ciberneticus".

Similitudinea funcțională — căci de o asemănare structurală cu greu poate fi vorba — între o mașină termică și un organism animal constă în esență în faptul că ambele utilizează energia stocată în legăturile chimice ale moleculelor combustibilului și, respectiv, alimentelor, pentru a produce travaliu mecanic. Făcînd aceasta, atît mașinile termice, cît și organismele oxidează substanțele organice pînă la apă și dioxid de carbon. Însă asemănarea se oprește aici, căci în organisme este o conversie chemo-mecanică directă, în timp ce în mașinile termice aceasta se face prin intermediul căldurii.

Căldura rezultată în mașini prin arderea combustibililor determină variații ample de volum ale gazelor care servesc ca substanță de lucru. Variațiile de volum permit obținerea de lucru mecanic pe baza diferenței între temperatura maximă atinsă (T_1) și temperatura mediului ambiant (T_2). Așa cum a stabilit încă din 1821 Sadi Carnot, randamentul maxim de conversie a energiei pe această cale este $\eta_{max} = (T_1 - T_2)/T_1$, acest raport fiind numai limita superioară teoretică, randamentele atinse practic fiind întotdeauna mai mici.

În cazul organismului omenesc, măsurătorile fiziologice arată că aproximativ 25 % din energia chimică din alimente se poate regăsi sub formă de travaliu mecanic muscular efectuat în exterior, aparte de travaliul implicat de menținerea ca atare a organismului, de exemplu de activitatea inimii etc. Dacă ar funcționa ca mașini termice, în organisme ar trebui — pe baza relației arătată mai sus că exprimă randamentul acestora — să existe diferențe de temperatură de cel puțin 105° ceea ce, dată fiind labilitatea termică a biomoleculelor, ar determina auto-descompunerea lor. În mod clar, organismele sînt mașini „chemo-dinamice", nu termice, de un tip pe care tehnica nu a reușit încă să îl reproducă, căci în ele energia chimică este transformată în alte forme de energie în mod direct, în condiții izoterme și izobare, fără să se treacă prin etapa termică. În astfel de „mașini", nu se produce deci acea degradare a energiei libere pe care o implică trecerea ei în căldură.

Aplicat schimburilor unui organism, principiul I al termodinamicii conduce la formularea următorului bilanț energetic al animalelor:

Variația rezervelor organismului	=	Energia chimică din alimente	—	Căldura degajată	—	Travaliul mecanic efectuat.

Pentru a se evalua intensitatea de bază, minimă, a metabolismului energetic, independentă de intensitatea activității musculare, se determină căldura degajată atunci cînd organismul respectiv este în repaus și nu a ingerat alimente de cel puțin 12 ore. Această degajare de căldură constituie *metabolismul bazal* care, în cazul organismului

uman se determină cu un calorimetru de tipul schițat în fig. II1. În mod curent însă, intensitatea metabolismului se evaluează prin intermediul consumului de oxigen. La om, consumul a 1 ml O_2 corespunde cu producerea (în medie) a unei cantități de căldură de 20,9 J.

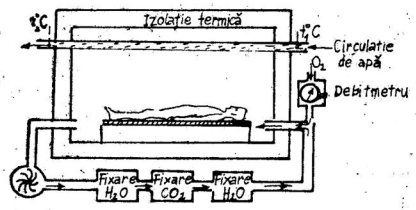


Fig. II.1. Determinarea calorimetrică a intensității metabolismului bazal al omului. Căldura degajată de către organism este preluată de apa, a cărei temperatură crește ($t_2 > t_1$) la trecerea prin incintă. Consumul de oxigen este dat de volumul care trebuie introdus pentru menținerea constantă a presiunii.

Intensitatea metabolismului bazal (M_b) este un parametru echivalent cu consumul motorului unei mașini cînd stă pe loc („la ralenti") căci ambii măsoară energia consumată pentru simpla funcționare, fără efectuarea de lucru mecanic în exterior. Determinîndu-se valorile M_b la animale aparținînd celor mai diferite categorii taxonomice, s-a observat faptul, cu totul remarcabil, că între intensitatea metabolismului bazal și masa corporală (G) este întotdeauna o relație de tipul:

$$\log M_b = a \cdot \log G + b.$$

Această corelație este ilustrată de datele reprezentate în fig. II.2, panta fiecăreia din dreptele care apar în graficul dublu-logaritmic fiind parametrul a din ecuația de mai sus. După cum se vede din fig. II.2, acest parametru are în toate cazurile aceeași valoare, în jur de 0,7. Unicitatea relației între metabolismul bazal și masa corporală, pentru organisme de pe cele mai diferite trepte de evoluție, poate fi explicată pe baza condiției fizice evidente ca metabolismul să furnizeze căldura degajată în exterior, astfel încît temperatura corpului să rămînă în limite acceptabile fiziologic.

Orice corp cu temperatura T_i, aflat într-un mediu cu o temperatură T_e mai mică, degajă în exterior căldură prin conducție termică, prin curenți de convecție și prin radiație, adică prin emisie de unde electromagnetice din domeniul infraroșu. În cazul unor corpuri

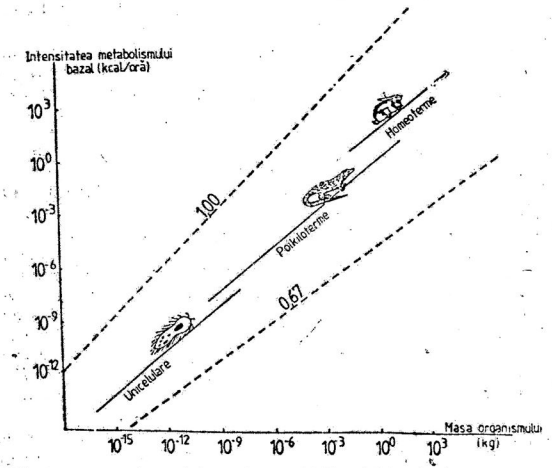


Fig. II.2. Dependența între intensitatea metabolismului bazal și masa corporală, la diferite tipuri de organisme. De ambele axe sînt scări logaritmice, în aceste condiții punctele experimentale fiind în jurul celor trei drepte trasate.

de pe care se evaporă apă, așa cum sînt multe dintre organismele animale, se mai degajă și o cantitate de căldură proporțională cu viteza de evaporare de pe unitatea de suprafață (v_e). Ținînd seama de legea stabilită de Newton pentru degajarea de căldură prin conducție și prin convecție, ca și de legea Stefan-Boltzmann, care dă intensitatea radiației termice, căldura degajată în unitatea de timp (dQ/dt) poate fi scrisă:

$$\frac{dQ}{dt} = (k_{cond} + k_{conv}) \cdot S \cdot (T_i - T_e) + k_{rad} \cdot S(T_i^4 - T_e^4) + k_{evap} \cdot S \cdot v_e$$

În această relație, S este suprafața corpului, iar cei patru parametri notați cu k reprezintă constantele de proporționalitate core-

punzătoare respectiv conducției, convecției, radiației și evaporării. În mod evident, căldura degajată prin oricare din aceste modalități este proporțională cu suprafața S.

Ca valori orientative în cazul organismelor superioare, inclusiv la om, radiația termică reprezintă 60% din totalul căldurii degajate, transpirația 22%, conducția 12% și convecția 6%.

Producerea de căldură în organisme, datorită reacțiilor chimice catabolice de oxido-reducere, are loc în mod continuu în toate celulele, dar este cu atît mai semnificativă, cu cît țesutul respectiv are un metabolism mai intens și o pondere mai mare în ansamblul masei organismului. Cel mai intens metabolism îl au creierul (vezi p. 99), inima (vezi p. 113), ficatul și glandele endocrine. Totuși deoarece mușchii (vezi p. 104) reprezintă aproximativ jumătate din masa corporală, ei furnizează, chiar în stare de repaus, 30% din căldura degajată de organismele mamiferelor.

Pentru ca un organism să nu se supraîncălzească, auto-degradîndu-se și nici să nu se răcească sub limitele la care procesele biochimice să nu mai fie posibile, trebuie ca intensitatea metabolismului său (M) — reprezentînd căldura produsă prin oxidările metabolice în unitatea de timp, —să fie astfel încît să compenseze exact degajarea de căldură în exterior : $M = \mathrm{d}Q/\mathrm{d}t$. Rezultă astfel că intensitatea metabolismului și, în particular, a metabolismului bazal (M_b) sînt proporționale cu suprafața organismului. Deci : $M_b \sim R^2$, unde R este media dimensiunilor acelui organism, căci suprafața oricărui corp este proporțională cu pătratul dimensiunii medii.

Masa corporală (G) este produsul dintre densitatea medie a organismului și volumul său, deci, ca și volumul, va fi proporțională cu puterea a treia a dimensiunii medii : $G \sim R^3$, adică $R \sim G^{1/3}$. Ținînd seama de această proporționalitate în dependența metabolismului bazal de R^2, rezultă : $M_b \sim G^{2/3}$, adică $M_b = A \cdot G^{2/3}$ (A fiind o constantă).

Prin logaritmare, din relația anterioară, rezultă dependența dublu logaritmică între M_b și G, relevată de datele din fig. II.2, iar parametrul a din acea relație liniară între $\log M_b$ și $\log G$ apare a fi $2/3 = 0{,}67$. Valorile constatate experimental pentru acest parametru sînt adesea mai apropiate de $0{,}75 = 3/4$, diferența față de valoarea 2/3, dedusă prin raționamentul de mai sus, reflectînd faptul că degajarea de căldură a organismelor se face printr-o suprafață foarte complicată ca formă, că intensitatea acestei degajări este neuniformă prin diferitele zone ale corpului, că însăși conductivitatea termică și radianța variază atît prin vasodilatație și vasoconstricție, cît și în funcție de starea locală a suprafeței (pilozitate, pigmentare) etc. În ansamblu, toți factorii de acest tip reflectă complexitatea organismelor, care face ca forma simplă a legilor fizice să fie doar aproximativ aplicabilă.

Pe de altă parte, se poate constata cum considerații fizice evidente impun în cazul tuturor „mașinilor" animale ca între consumul „la relanti" și mărimea „motorului" să fie un același tip de dependență.

Pentru organisme de același tip, de exemplu homeoterme, în afară de talia (masa) corporală, metabolismul bazal mai este influențat și de alți factori. Astfel speciile din zonele climatice mai reci, temperate și arctice, au un metabolism bazal mai ridicat decît speciile corespunzătoare din deșerturi și din zonele calde. De asemenea, metabolismul bazal este influențat și de tipul de hrană pe care îl utilizează respectiva specie, fiind mai scăzut pentru animalele cu alimentație sporadică sau cu valoare energetică scăzută. Fără a mai intra însă în aceste detalii, ne vom opri asupra diferențelor energetice foarte semnificative între animalele homeoterme și cele poikiloterme.

Dacă comparăm valorile metabolismului bazal la două animale cu aceeași talie corporală, dintre care unul este mamifer și celălalt reptilă, de exemplu șoarecele *Mus musculus* și șopîrla *Amphibolurus nuchalis* cîntăresc fiecare în jur de 40 g, vom constata că — în aceleași condiții de temperatură — mamiferul are un metabolism bazal de pînă la opt ori mai intens decît reptila. Corespunzător cu consumul energetic mai ridicat, mamiferul are nevoie de considerabil mai multă hrană, astfel că, judecînd în termeni tehnici doar acest aspect, am fi îndreptățiți să considerăm că „mașina mamifer" utilizează cu eficiență mai scăzută combustibilul. Această concluzie face greu de înțeles succesul mamiferelor în competiția pentru obținerea hranei, succes ilustrat de răspîndirea și diversificarea mult mai ample în fauna actuală a mamiferelor, comparativ cu reptilele. Într-un mod mai general, se pune problema înțelegerii deosebirilor între energetica homeotermelor și a poikilotermelor, precum și a criteriilor care, în cursul evoluției filogenetice, au favorizat apariția la vertebratele superioare a unei caracteristici atît de pregnante, cum este menținerea constantă a temperaturii corpului.

HOMEOTERMIA—EFORTURI ȘI AVANTAJE

Mamiferele și păsările au o temperatură constantă în interiorul organismului — sînt *homeoterme* sau *endoterme* — chiar dacă temperatura mediului ambiant variază cu zeci de grade și independent dacă organismul este în mișcare sau în repaus muscular. Termostatarea corpului, la valori de regulă mai ridicate decît în mediul am-

biant, necesită un consum important de energie metabolică. Atît intensitatea metabolismului bazal, cît și aceea a metabolismului maximal, sînt la homeoterme de 5—10 ori mai mari decît la animalele poikiloterme.

Menținerea constantă a temperaturii din centrul corpului se bazează pe principiul foarte simplu:

PRODUCEREA de căldură = DEGAJAREA (pierderea), de căldură

însă mecanismele prin care este aplicat acest principiu sînt complexe, căci implică îmbinarea unor necesități contrare. Astfel, cînd animalul este în repaus, deci are o producere mică de căldură, și se găsește la temperatură ambiantă scăzută, el trebuie să piardă în exterior cît mai puțină căldură, deci să aibă o izolație termică eficientă. Dacă temperatura centrală a unui mamifer terestru scade cu mai mult de 0,5°C, animalul începe să frisoneze, prin această activitate musculară involuntară degajîndu-se o mare cantitate de căldură. Cu excepția mamiferelor hibernante, la care ne vom referi ulterior, atunci cînd un homeoterm nu mai poate produce prin catabolism atîta căldură cîtă este necesară pentru menținerea temperaturii interiorului său la valoarea stabilită genetic, el moare datorită frigului.

Atunci cînd temperatura exterioară rămîne mult timp scăzută, animalul se adaptează modificîndu-și izolația. Mamiferele terestre și, în special, cele din zonele arctice, „se îmbracă" într-o blană mai groasă pentru iarnă, iar mamiferele acvatice își măresc stratul termoizolator de grăsime.

Omul a transferat asupra îmbrăcămintii rolul de a-i diminua degajarea de căldură în mediu, completîndu-și în mod artificial termoizolarea naturală. Aceasta este asigurată în cea mai mare măsură de grăsimea subcutanată, căci reducerea pilozității corporale, face ca părul să nu mai intervină decît în schimburile de căldură prin pielea capului. Cît privește stratul de grăsime, este de reținut observația că un organism omenesc normal poate avea sub piele aproximativ 12 kg de grăsime care, aparte de rolul termoizolator, reprezintă o rezervă energetică de 10^5 kcal, echivalentă cu necesarul pentru 70 zile. Este evident faptul că disponibilitatea unei rezerve energetice care să-i permită omului o relativă independență de obținerea continuă a hranei a constituit unul dintre atu-urile sale în competiția interspecifică. Reversul îl reprezintă însă capacitatea aproape nelimitată a multor indivizi de a stoca grăsime, datorită unei alimentații supraabundente. În toate zonele geografice unde

situația economică o permite, obezitatea este una dintre problemele grave ale sănătății publice, căci ea antrenează în mod inevitabil o morbiditate crescută.

Revenind la problema hemostaziei termice, să remarcăm că în organismele homeoterme există toate elementele necesare termostatării, analog dispozitivelor tehnice construite pentru termoreglarea incintelor (fig. II.3). Termoreceptori, situați atît în epidermă, cît și

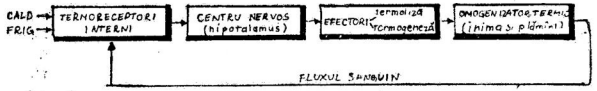


Fig. II.3. Schemă bloc a componentelor sistemului de termoreglare al organismelor homeoterme.

în profunzimea organismului, detectează fie creșterile, fie scăderile de temperatură și trimit semnale senzoriale care ajung pînă la un centru nervos situat în hipotalamus. Aceasta comandă două tipuri de efectori termici care realizează o creștere a termogenezei și, respectiv, a degajării de căldură (termolizei). Astfel, răspunsul reflex la frig constă din frisonare și din eliberarea hormonilor adrenalină și noradrenalină, care determină intensificarea metabolismului celular. Invers, ca urmare a unei creșteri a temperaturii ambiante, tonusul muscular și intensitatea metabolismului celular scad, se produce dilatația vaselor sangvine periferice (ceea ce face să se înroșească pielea și să crească degajarea de căldură) și se intensifică secreția glandelor sudoripare (la acele animale care posedă astfel de glande) și evaporarea pulmonară prin gîfîire.

Temperatura internă a organismelor homeoterme, ca și intensitatea metabolismului bazal, sînt caracteristici funcționale definitorii pentru fiecare specie, ele fiind extrem de greu, sau chiar imposibil de modificat. O excepție față de această regulă pareau să o constituie unele performanțe ale yoghiștilor, capabili să treacă în mod voluntar în stări de cvasi-letargie, în care necesitățile organismului sînt minimizate, sau, în alte cazuri, să aibe o degajare mult crescută de căldură. Un exemplu șocant prin exotismul său este al formei de yoga numită „g Tum-mo", practicată de unii călugări tibetani care, în timpul stării de concentrare nervoasă își pot mări în mod evident temperatura corporală, cel puțin în anumite zone ale pielii. Un concurs sui-generis între neofiții acestei practici constă din uscarea de un număr cît mai mare de ori, timp de o zi întreagă, a unor cearșafuri udate în apă înghețată, cu care sînt înfășurați, în

timp ce stau în poziția „lotus", așezați cu picioarele încrucișate sub trunchi.

Pentru a verifica în mod obiectiv realitatea unei degajări sporite de căldură în starea de concentrare psihică implicată de g Tum-mo yoga, o echipă de cercetători americani și indieni a studiat (în anul 1981) trei călugări tibetani care o practicau zilnic. Temperatura corporală a acestora a fost măsurată în mod continuu, cu termistori plasați în diferite puncte pe piele, de la periferia corpului (degetele mici de la mîini și picioare), la zona trunchiului, (ombilic și spate), un termistor măsurînd prin sfincterul anal temperatura din interiorul corpului. În timp de aproximativ o oră de la începerea concentrării psihice, temperatura punctelor periferice a crescut în mod continuu, ajungînd să fie cu 7°C mai mare decît inițial, la degetul mic de la picior și cu 6°C mai mare la mînă. Simultan cu acesta, temperatura pielii la ombilic și în zona lombară a crescut cu numai 1°C, iar temperatura interiorului corpului nu s-a modificat. Datorită acestor observații, autorii cercetării au tras concluzia că g Tum-mo yoga nu determină creșterea metabolismului bazal, ci vasodilatație periferică. Fără ca prin această explicație să fie bagatelizate performanțele yoghiștilor, trebuie remarcat că producerea sub comandă nervoasă corticală a vasodilatației periferice este perfect compatibilă cu cunoștințele generale privind fiziologia termoreglării.

Menținerea constantă a temperaturii corpului ridică probleme cu totul speciale în cazul celor aproximativ 70 specii de mamifere eminamente marine — balenele și delfinii, din ordinul Cetaceelor —, mai ales pentru că trăiesc în toate oceanele, parcurgînd distanțe uriașe, de la tropice, pînă la limita ghețurilor polare.

Deoarece apa conduce căldura mult mai bine decît aerul și are o capacitate mult mai mare de a prelua căldură, degajarea termică a cetaceelor este mult mai mare decît a mamiferelor terestre. În apele arctice și antarctice, a căror temperatură poate coborî sub —2°C între interiorul organismeului (aflat la 37°C) și exterior este o diferență de temperatură de 40 de grade. În aceste condiții, animalul pierde în mediu o cantitate de căldură cu atît mai importantă, cu cît el are volum mai mic. Datorită acestei situații, marsuinul — un mic delfin care cîntărește sub 20 kg, în timp ce rudele sale cele mai mari (balenele) pot ajunge la 100 tone! — are un metabolism de 2—3 ori mai intens decît mamiferele terestre de aceeași greutate cu el, ceea ce îl face să consume de tot atîtea ori mai multă hrană.

La tropice, temperatura apei poate ajunge la 30°C, astfel încît diferența de temperatură între interiorul corpului și exterior este de cinci ori mai mică decît în zonele polare. În aceste condiții, eficiența izolației termice poate deveni jenantă, căci surplusul de căldură,

apărută prin intensificarea metabolismului atunci cînd animalul înoată rapid, trebuie să fie degajat în exterior. Pentru a se realiza această degajare, crește debitul de sînge în vecinătatea suprafeței corpului și, în particular, în înotătoare și la coadă, prin această vasodilatație periferică fluxul de căldură scurt-circuitînd stratul izolator de grăsime.

În acele condiții în care menținerea constantă a temperaturii corpului ar implica un consum energetic atît de ridicat, încît nu poate fi asigurat pe baza resurselor de hrană din mediu, unele mamifere s-au adaptat să intre temporar într-o stare de letargie, cu o intensitate metabolică ce ajunge uneori la 2% din valoarea normală, temperatura corpului lor diminuînd pînă aproape de 0°C. Aceasta este *hibernarea*, adaptare impresionantă, prin care anumite mamifere, în special de talie mică (hamsterul, marmota, ariciul, liliecii), abdică în timpul sezonului rece de la condiția de homeoterme, devenind inactive, retrase într-un adăpost. În acesta, animalul se înghemuiește, căpătînd o formă aproape sferică, cu suprafața minimă și stă cu blana zbîrlită, aerul dintre firele de păr constituind un surplus de izolație termică. Temperatura corpului ajunge cu numai un grad superioară aceleia din adăpost, astfel încît degajarea de căldură devine aproape neglijabilă. Toate mamiferele hibernante se trezesc însă la intervale regulate de timp, cu o periodicitate proprie fiecărei specii și, timp de cîteva ore, temperatura lor revine la valoarea normală. Aceste treziri, necesare eliminării cataboliților, implică un consum energetic considerabil, ceea ce este posibil pe baza țesutului adipos de rezervă. De aceea, greutatea unor mamifere hibernante este aproape dublă la începutul sezonului rece, față de cea cu care rămîn la sfîrșitul acestuia.

Ca avantaje ale homeotermiei, sînt menționate în mod frecvent stabilitatea proceselor biochimice, a căror viteză este puternic influențată de temperatură, rezistența la îngheț și capacitatea de a desfășura o activitate mult mai puțin dependentă de ciclul zi-noapte. Aceste caracteristici sînt însă insuficiente spre a oferi un adevărat avantaj în procesul selecției unor organisme „nevoite" să consume o mare parte din energia metabolică numai pentru asigurarea homeotermiei. De altfel, măsurători făcute pe șopîrlele uriașe din insulele indoneziene Komodo și Flores, *Varanus komodoensis*, care ajung la o masă corporală de 100 kg, au arătat că reptilele mari nu se răcesc în intervalul de 12 h al nopții pînă la temperatura înconjurătoare, inerția termică și izolația corpului lor permițîndu-le menținerea unor diferențe mari de temperatură față de mediu. Pe baza acestor date apare foarte plauzibil ca dinozaurii, (față de care varanii ac-

tuali sînt pigmei!) să fi fost homeoterme inerțiale pasive, temperatura corpului lor rămînînd aproximativ aceeași noaptea ca și ziua, în special datorită masei lor mari.

Cercetările recente, orientate de considerente energetice, au relevat faptul esențial că homeotermele neinerțiale, a căror temperatură este menținută constantă prin reglarea activității metabolice, au un domeniu mult mai larg de activitate musculară, ce poate fi desfășurată numai în condițiile unui metabolism aerob mult mai intens, adică a unui consum de oxigen mult crescut.

Pentru a înțelege aceasta, trebuie avut în vedere faptul că, pe măsura intensificării activității musculare, satisfacerea necesităților energetice implică creșterea corespunzătoare a consumului de oxigen (§ III.4). Însă, dacă necesitățile depășesc posibilitățile echipamentului celular de a furniza energie prin metabolismul oxidativ, pentru suplinirea deficitului intervine și metabolismul anaerob, fermentativ. Eficiența metabolismului anaerob este mult inferioară aceleia a proceselor oxidative, așa încît capacitatea de efort muscular susținut este direct proporțională cu posibilitatea organismului de a-și crește consumul de oxigen față de nivelul de repaus. Tocmai această posibilitate este la homeoterme de zece ori mai mare decît la poikiloterme, ceea ce conferă primelor un dinamism și o rezistență la efort cu mult superioare. Chiar fără să mai citâm date fiziologice, este suficient să comparăm alergarea susținută și de mare viteză a unui tigru sau ghepard, cu placiditatea șerpilor boa sau a crocodililor, spre a înțelege că — la greutăți și la hrană similare — „motorul mamifer" este net diferit față de „motorul reptilă".

Principala diferență, din punct de vedere al anatomiei macroscopice, între cele două tipuri de organisme este ponderea considerabil mai mare la mamifere a organelor interne, în ansamblul masei organismului. La nivel celular, se constată că în organele interne ale mamiferelor sînt mai multe mitocondrii (despre care vom vedea în capitolul următor că sînt „centralele energetice" celulare), suprafața membranară a acestora este mai mare și activitatea enzimelor implicate în metabolismul energetic este net superioară.

Ca o concluzie generală a acestei evaluări energetice, putem reține constatarea că toate organismele funcționează în mod optimizat, dar prin raport cu diferite criterii, corespunzînd unor condiții de viață diferite. Animalele homeoterme au un metabolism bazal mai ridicat și o conductanță termică a țesuturilor scăzută; ele utilizează considerabil mai multă energie atît în repaus, cît și în activitate, dar sînt capabile de eforturi mult mai mari față de animalele poikiloterme. Datorită acestei capacități, majoritatea mamiferelor își pot menține activitatea și în condițiile sezonului rece, atunci cînd

majoritatea organismelor poikiloterme hibernează, fiind într-o stare de metabolism diminuat mult sub valorile bazale. Hibernarea este o modalitate impresionantă de *supraviețuire minimală*, la care am văzut că recurg în mod excepțional și o serie de mamifere, dar este evident că organismul hibernant nu mai desfășoară nici un fel de activitate, fiind practic la voia întîmplării, în timp ce un organism activ poate reacționa prompt la mediu. Este foarte probabil ca unul dintre motivele importante ale înlocuirii, la sfîrșitul erei secundare, a reptilelor de către mamifere, să îl constituie răcirea generală a climei planetare — dovedită prin înlocuirea în zăcămintele fosilifere a florei subtropicale cu floră temperată —, ceea ce a făcut ca homeotermele să aibe mai multe șanse de a supraviețui și a lăsa urmași.

Pe de altă parte, bilanțul energetic indicat de principiul I al termodinamicii arată că un organism poikiloterm care consumă aceeași hrană ca și un homeoterm, va stoca în propria sa biomasă o fracțiune mai mare din energia chimică a alimentelor, tocmai pentru că activitatea sa metabolică este mai redusă. Acest argument energetic este unul dintre motivele principale ale interesului economic al acvaculturii peștilor, căci se poate obține o valorificare superioară a furajelor prin utilizarea lor de către pești, comparativ cu mamiferele sau păsările.

TRAVALIUL MUSCULAR ȘI LOCOMOȚIA

Capacitatea organismelor animale de a efectua travaliu muscular poate fi exprimată în mai multe moduri, dar — dat fiind faptul că deplasarea în spațiu este o necesitate primordială a vieții, pentru găsirea hranei, evitarea primejdiilor, asocierea în grupuri etc. —, un parametru foarte relevant este *costul net al transportului* (C.n.t.). Acesta este definit drept surplusul de energie chimică metabolică utilizată în cursul deplasării în exces față de repaus (E), raportat la masa organismului (m) și la distanța parcursă (l):

$$\text{C.n.t.} = E/m \cdot l$$

Împărțind prin durata t a deplasării, la numărător apare intensitatea metabolismului de activitate (E/t), iar la numitor viteza de deplasare (l/t):

$$\text{C.n.t.} = [(E/t)/m] \,/\, (l/t),$$

adică C.n.t. este raportul între intensitatea metabolismului de activitate al unității de masă corporală și viteză.

Datele reprezentate în Fig. II.4 arată că între C.n.t. și greutatea organismului este o corelație de tip logaritmic, panta drep-

telor de corelaţie fiind diferită în funcţie de tipul de locomoţie. Vedem de asemenea că, oricare ar fi forma de deplasare, C.n.t. are valori mai ridicate pentru organismele mici. Astfel, de exemplu, în timp ce un cal poney, cu masa de 140 kg, consumă 2 joule/kg

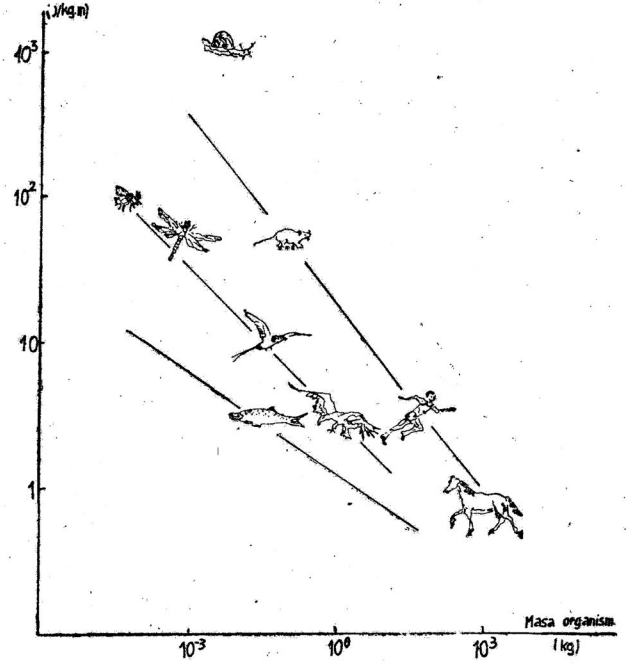


Fig. II.4. Variaţia costului energetic net al transportului (C.n.t.) în funcţie de masa corporală a organismelor. Ca şi în fig. II.2, ambele axe sînt gradate logaritmic. Cele trei segmente de dreaptă caracterizează liniaritatea dependenţei între logaritmul C.n.t. şi logaritmul masei corporale pentru locomoţia prin alergare, zbor şi înot.

pentru deplasarea pe distanţa de 1 m, în cazul unui rozător mic, cu masa de numai cîteva zeci de grame, C.n.t. este de 10 ori mai mare. În mod calitativ, dependenta C.n.t. de masa m a organismului poate fi dedusă printr-un raţionament similar cu acela făcut anterior, în cazul metabolismului bazal. Este plauzibil ca energia E, consumată pentru deplasare, să fie proporţională cu rezistenţa la înaintare, determinată de frecările cu mediul. Întrucît frecarea este proporţională cu suprafaţa organismului, deci cu pătratul dimensiunii medii, iar masa organismului este proporţională cu puterea a treia a dimensiunii medii, rezultă că C.n.t. variază invers proporţional cu dimensiunea medie, sau, altfel spus, proporţional cu $m^{-1/3}$. Acest raţionament corespunde în mod aproximativ cu datele experimentale, însă nu exact şi nu diferenţiat, în funcţie de cele trei tipuri principale de locomoţie.

Studii experimentale recente[1]), cu mamifere de diferite mărimi, care alergă pe o platformă rulantă, au arătat că cea mai mare parte a forţei musculare dezvoltată de organism serveşte pentru contracararea forţei gravitaţionale. Astfel, componenta verticală a forţei de impact dintre orice mamifer alergător şi platformă este de cel puţin 10 ori mai mare decît componenta orizontală. Valoarea componentei verticale, mediată pe durata contactului între picior şi suport, trebuie să fie egală cu greutatea animalului, spre a-l susţine în contra forţei gravitaţionale. Studiile menţionate au arătat că E/t variază invers proporţional cu durata contactului între picior şi suportul de alergare şi că această durată este cu atît mai scurtă cu cît animalul este mai mic. Astfel, mamiferele mici au nevoie de muşchi mai rapizi, al căror consum de energie este mai ridicat. Pe scurt deci, energia consumată de un mamifer alergător pentru deplasare reprezintă în primul rînd consumul energetic necesar susţinerii greutăţii proprii a animalului. Această asociere a C.n.t. în principal cu susţinerea în cîmpul gravitaţional, explică şi faptul aparent paradoxal, relevat de măsurătorile consumului de oxigen, că un animal consumă aceeaşi energie pentru parcurgerea unei anumite distanţe, de exemplu 1 km, indiferent dacă se deplasează în ritm obişnuit sau aleargă cu viteza maximă de care este capabil.

Analiza C.n.t. poate explica multe particularităţi ale comportamentului speciilor animale. De exemplu, se poate înţelege de ce mamiferele mici nu migrează, pentru ele deplasarea implicînd un consum energetic foarte ridicat, în timp ce unii peşti şi păsări de aceeaşi

[1]) R. Kram, C. R. Taylor: *Nature* **346**, 265, 1990.

talie cu ele își pot permite, din punct de vedere al disponibilităților energetice, deplasări pe distanțe mari.

Zborul corespunde unor valori ale C.n.t. mai scăzute decît pentru deplasarea terestră, datorită frecărilor mult mai mici, care permit ca, la un același consum de energie, să fie parcurs distanțe mai lungi. Însă, pentru menținerea într-un mediu cu o densitate mult mai mică decît a corpului lor, zburătoarele trebuie să dezvolte o tracțiune suficientă spre a asigura forța portantă care să le compenseze greutatea (Fig. II.5).

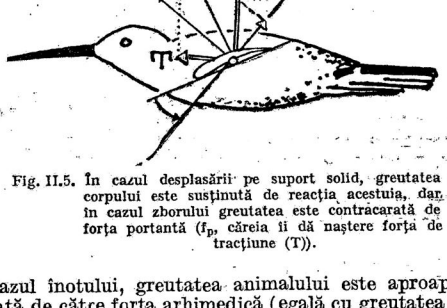


Fig. II.5. În cazul desplasării pe suport solid, greutatea corpului este susținută de reacția acestuia, dar în cazul zborului greutatea este contracarată de forța portantă (f_p, căreia îi dă naștere forța de tracțiune (T)).

În cazul înotului, greutatea animalului este aproape integral compensată de către forța arhimedică (egală cu greutatea volumului de apă dizlocuit, care îl împinge în sus. Avînd în vedere faptul între 70 și 98% din biomasa animalelor acvatice este chiar apă, densitatea lor corporală este destul de apropiată de aceea a mediului în care trăiesc, astfel că ele se află într-o stare apropiată de imponderabilitate și cea mai mare parte a forței de propulsie pe care o dezvoltă servește efectiv la deplasare.

Referindu-ne tot la fig. II.4, putem remarca excepționala eficiență pentru locomoție a calului, exprimată prin valoarea foarte scăzută a C.n.t., fapt care explică de ce, înainte de construirea motoarelor termice, acest „motor viu" a fost atît de larg utilizat și a conferit beneficii, uneori excepționale, celor care au știut să-l exploateze optim. Exemple ilustrative în acest sens abundă în istoria militară, căci, din antichitate pînă în secolul trecut, cavaleria

a fost armata de șoc, cea mai mobilă. Pe aceeași linie, să reamintim și faptul că marile migrații umane din Asia spre Europa s-au făcut călare și că același motor a propulsat și avansarea coloniștilor în America, de la Atlantic, la Pacific.

La cealaltă extremă, melcul, codașul notoriu al oricărui concurs de alergare inter-specii, are un cost al transportului extrem de ridicat, căci tipul de locomoție al gasteropodelor, prin alunecare pe un strat de mucus pe care îl secretă și care aderă la suport, este foarte ineficient. Energia consumată de melc numai pentru secreția mucusului este mai mare decît costul energetic total al locomoției pentru alte animale de aceeași greutate.

O ilustrare cantitativă a posibilităților maximale de a efectua travaliu muscular apare în fig. II.6, sub forma corelației între greutatea corpului și puterea generată, adică energia mecanică debitată în unitatea de timp, în condițiile unui efort intens care poate fi menținut aproximativ o oră și ale unui efort paroxistic, care nu poate dura decît cîteva secunde. Peste acestea s-a suprapus linia care indică puterea necesară pentru a da naștere prin tracțiune unei portanțe care să compenseze greutatea, adică pentru a zbura. Acest grafic, elaborat de biofizicianul britanic D. R. Wilkie, sugerează că forța musculară a omului i-ar putea permite să zboare, dar că pentru orice cal (în afară de înaripatul Pegas și de bidiviul lui Făt-Frumos!) o astfel de performanță este exclusă.

Referitor tot la locomoția umană, este remarcabil faptul că în Africa pot fi adesea întîlnite femei care își transportă bagajele pe cap, purtînd greutăți ce pot ajunge la 70% din greutatea corpului propriu. Pentru a vedea dacă această capacitatea este datorată unor particularități de constituție sau este consecința unei adaptări, o echipă internațională de cercetători a studiat în Africa de est tribul Luo, ale cărui femei poartă greutățile direct pe cap și tribul Kikuyu, la care greutățile sînt purtate pe spate, susținute de o centură frontală. Constatarea esențială a fost că energia consumată de către femei este surprinzător de scăzută, comparativ cu greutățile deplasate *. Astfel, pentru purtarea unor greutăți pînă la 20% din aceea a corpului, nu este necesar nici un consum suplimentar de oxigen iar pentru greutăți ce ajung la 70% din aceasta, consumul este crescut cu numai 50% față de normal. Este remarcabilă superioritatea din acest punct de vedere a femeilor africane față de militarii bărbați, al căror consum de energie este întotdeauna mai ridicat

* G. Maloiy et al., *Nature*, 319, 668, 1986; La Recherche No. 178 (1986).

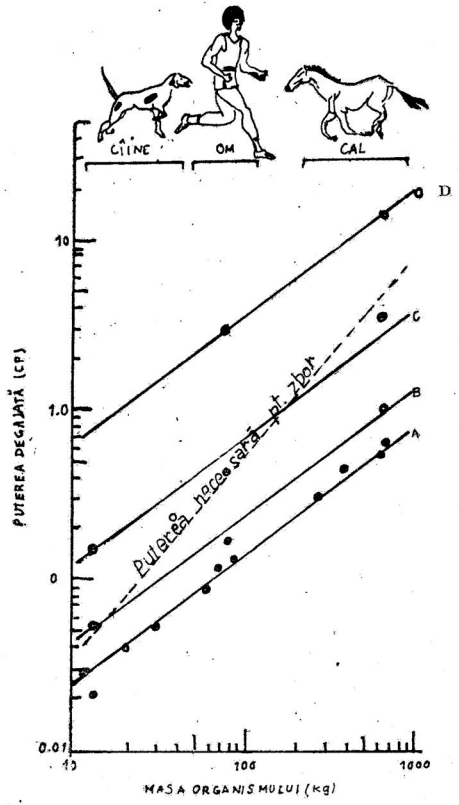


Fig. II.6. Puterea metabolică debitată de trei tipuri de mamifere în repaus (A); în condițiile unui efort muscular moderat, ce poate fi desfășurat toată ziua (B); a unui efort intens, dar suportabil zeci de minute (C) și a unui efort parixistic, ce poate fi menținut doar cîteva secunde (D).

atunci cînd poartă o raniță, între greutatea acesteia și consumul energetic fiind o proporționalitate directă.

În timpul mersului, centrul de greutate al corpului omenesc descrie o mișcare oscilatorie, constînd din arcuri de cerc care urcă și coboară asemeni pozițiilor unui pendul inversat. Purtarea pe cap a greutății, face posibilă — prin adaptare — amortizarea la maximum a acestei mișcări pendulare, căci amplitudinea mișcărilor spatelui diminuează de la coccis către cap. Energia mecanică necesară deplasării ansamblului *corp + greutate suplimentară* ar trebui, în principiu, să fie mai mare decît atunci cînd nu este vreo greutate în plus, dar amortizarea la maximum a oscilațiilor greutății atunci cînd este purtată pe cap, face să i se anuleze prezența.

Transportul pe cap al greutăților — obicei care nu este specific numai femeilor africane, căci putea fi observat inclusiv în satele noastre — își pierde, desigur, interesul concret pe măsură ce creșterea nivelului de viață eliberează tot mai mult omul de sarcini fizice dificile. Exemplul rămîne însă concludent în ceea ce privește capacitățile complexe ale mașinii organismice omenești.

ENERGETICA PERFORMANȚELOR SPORTIVE

Diferențele mari între specii în ceea ce privește modul de viață și caracteristicile lor fiziologice fac să se poată vorbi despre diferite „recorduri" în lumea animală, așa cum este, de exemplu, viteza de peste 110 km/h pe care o atinge ghepardul cînd se lansează în urmărirea prăzii. O astfel de terminologie este însă metaforică, deoarece numai omul are capacitatea de a se comporta în mod orientat spre realizarea unor performanțe (psiho)motorii mereu superioare. Din multitudinea impresionantă a performanțelor sportive, în legătură cu discuția anterioară asupra locomoției, este potrivit să analizăm aspectele energetice ale mersului, alergării și înotului, adică ale modalităților de deplasare de care este capabil organismul uman fără nici un dispozitiv auxiliar, urmînd apoi să ne referim și la alte tipuri de locomoție, în care forța motrice este furnizată tot de activitatea musculară a omului, dar sînt utilizate și „anexe" tehnice.

Definiția dată în paragraful anterior costului net al transportului:

$$\text{C.n.t.} = E/m \cdot l,$$

permite să exprimăm *costul energetic global* pentru organism al respectivei forme de locomoție. Această mărime, pe care o notăm cu C, este produsul dintre masă și C.n.t., astfel că:

$$C \cdot l = E$$

Prin raportare la unitatea de timp avem :

$$C \cdot (dl/dt) = dE/dt, \quad \text{adică} : C \cdot v = P,$$

unde : $v = dl/dt$ este viteza de deplasare, iar : $P = dE/dt$ reprezintă puterea metabolică — consumul de energie în unitatea de timp, în plus față de repaus.

Aplicînd relația : $v = (1/C) \cdot P$ pentru cazul condițiilor maximale, rezultă că viteza maximă : $v_{max} = (1/C) \cdot P_{max}$ este direct proporțională cu puterea metabolică maximă.

Fiind o caracteristică a organismului omenesc ca atare, puterea metabolică maximă are aproximativ aceleași valori pentru toate grupele de sportivi de performanță, ceea ce face ca viteza maximă atinsă în diferitele forme de locomoție să fie, în principal, determinată de valorile lui C, fiind superioară pentru acele modalități de deplasare în care costul energetic este scăzut.

Viteza maximă de deplasare este proporțională cu puterea metabolică maximă, indiferent dacă energia necesară contracției musculare este furnizată de metabolismul aerob sau de cel anaerob; însă respectiva relație este utilă în special pentru condiții aerobe, cînd P_{max} poate fi identificat cu intensitatea maximă a consumului de oxigen, $(dV_{O_2}/dt)_{max}$, înmulțită cu valoarea de 20,9 J/ml O_2 (*).

Consumul de oxigen nu poate fi, în general, menținut la valorile maximale mai mult de 25 de minute, după care scade pînă la aproximativ 60 % din acele valori. Condiția fizică a subiectului și gradul său de antrenament se reflectă în mod direct în starea de oxigenare a sîngelui în timpul efortului muscular susținut. Astfel, alergătorii antrenați pentru distanțe foarte lungi (maratoniștii) își pot menține consumul de oxigen la aproape 70 % din valoarea maximă timp de 8 ore.

Se constată, de asemenea, că și valoarea consumului maxim de oxigen variază foarte mult în funcție de sportul practicat. Din fig. II.7, în care sînt redate valorile $(dV_{O_2}/dt)_{max}$ la atleți de nivel internațional din diferite sporturi, se poate observa că acest parametru este corelat direct, dar nu strict, cu durata probei în care este specializat sportivul respectiv.

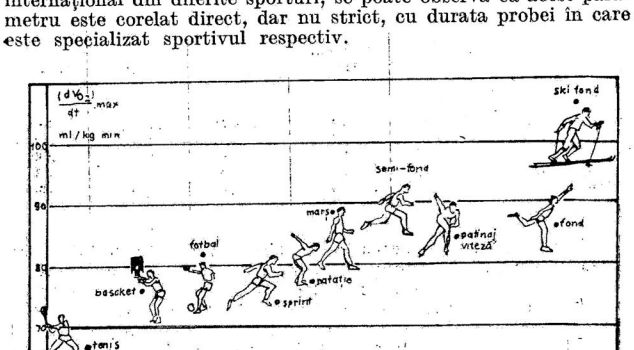


Fig. II.7. Intensitatea maximă a consumului de oxigen la sportivi de performanță.

În probele de scurtă durată, așa cum este sprintul pe distanțele de 100 m și 200 m, este debitată cea mai mare putere mecanică, dar energia totală crește odată cu durata probei. Această variație inversă apare clar din fig. II.8, în care sînt reprezentate atît puterea, cît și energia mecanică corespunzătoare recordurilor mondiale la diferitele probe de alergare, între 100 m și maraton (42,195 km).

În tabelul de mai jos sînt date valorile recordurilor mondiale la bărbați (aproximative, datorită unor continue noi „bateri" de recorduri), în probe cu durată comparabilă, iar în ultima coloană sînt trecute valorile costului energetic global (C), pentru un sportiv de 70 kg, cu înălțimea de 175 cm.

(*) Intensitatea maximă a consumului de oxigen, numită și *putere aerobă*, este de aproximativ 50 ml O_2/kg.min, pentru tinerii (bărbați) de 20 de ani, care nu practică în mod constant un sport și de aproape 70 ml O_2/kg.min, pentru aceia care au activitate sportivă, chiar fără a fi de performanță. După această vîrstă (care, din punct de vedere al muncii intelectuale, este abia de început !), se manifestă un declin continuu al puterii aerobe și, implicit, al capacității de a obține performanțe sportive. Astfel, cu trecerea fiecărui an, puterea aerobă a bărbaților scade cu cîte 0,4 ml/kg.min, iar a femeilor cu cîte 0,3 ml/kg.min. Acest declin este considerabil mai abrupt între 20 și 40 ani la persoanele sedentare, față de acelea care își mențin un program regulat de exerciții sportive. La cei care practică în mod regulat un sport, diminuarea puterii aerobe se accentuează numai după vîrsta de 60 de ani.

Tabel 1

	Distanța (km)	Timpul record (s)	Viteza (m/s)	C (J/m)
Inot. (stilul liber)	1,5	894,56	1,677	1400
Marș	3,0	788,09	3,807	356
Alergare	5,0	780,40	6,407	300
Patinaj viteză	10,0	874,33	11,437	175
Ciclism	10,0	713,20	14,021	160

Se remarcă stricta corelație de inversă proporționalitate între viteza maximă și C, recordurile de viteză variind, în cazul acestor probe de durată comparabilă, între 1,7 m/s în cazul înotului și 14 m/s, la ciclism. Faptul că omul este o ființă terestră se reflectă foarte evident în valorile cu mult mai mici ale costului energetic al locomoției pe pămînt, față de înot. În cazul patinajului și al ciclismului, C are valori considerabil mai mici, iar vitezele atinse sînt semnificativ mai mari, însă aceste probe diferă de celelalte prin folosirea unor dispozitive auxiliare sau a unor condiții speciale, așa cum este frecarea foarte redusă, în cazul patinajului.

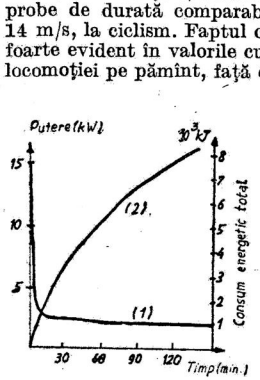


Fig. II 8 Puterea generată (1) și energia totală (2) consumată în cursul diferitelor probe de alergare, în funcție de durata acestora. Valorile reprezentate pe grafice corespund atleților care dețineau recordurile mondiale în anul 1980.

Referitor la ciclism, este de subliniat faptul că pedalarea circulară, cu o frecvență optimă de ordinul a 1 Hz, este modalitatea cea mai eficientă de a transmite unui dispozitiv mecanic puterea furnizată în mod continuu de musculatura umană. De aceea, vehiculele cu propulsie umană care dețin recordurile de viteză și pe teren și pe apă sînt acționate printr-un sistem analog cu acela al bicicletei. Tot pe această bază s-a ajuns și să se împlinească vechiul vis al omului de a zbura prin propriile puteri, așa cum ne spune mitologia că au făcut Dedal și Icar.

Puterea pe care o poate dezvolta un sportiv pedalînd depinde de numeroși factori ca: vîrsta, condiția fizică, motivația etc., dar în general este de cîteva sute de watt, timp de mai multe ore, putînd să ajungă pe parcursul a cîteva secunde pînă la 1500 W. Acest „input" de energie, aplicat unor vehicule construite în ultimii ani pe baza celor mai noi achiziții ale aero- și hidrodinamicii și ale tehnicii materialelor, a dus la obținerea unor performanțe impresionante. Astfel, în timp ce cu o bicicletă convențională se pot atinge viteze de 45 km/h, iar cu biciclete de curse se ajunge la 55 km/h, un vehicol aerodinamic cu trei roți, cîntărind 31 kg și în care sportivul pedalează din poziția lăsat spre spate (semi-culcat), a depășit viteza de 100 km/h.

Un vehicol semănînd cu o hidrobicicletă, propulsat de o elice acționată prin pedalare și avînd două aripi subțiri în apă, poate ajunge să fie susținut numai de forța hidroportantă ce acționează asupra acestor aripi, astfel încît contactul său cu apa este foarte redus și frecarea devine cu mult mai mică decît în cazul celor mai hidrodinamice ambarcații, care pentru a pluti rămîn parțial scufundate în apă. Cu acest vehicul, sugestiv denumit „Peștele zburător", unul dintre creatorii săi, care nu este decît sportiv amator, a reușit să parcurgă distanța de 2000 m într-un timp mai scurt cu 10 s decît recordul mondial la schif simplu, atingînd viteza de 6,5 m/s.

Cea mai spectaculoasă performanță a vehiculelor propulsate de om prin pedalare este însă aceea de a zbura pe distanțe de mulți kilometri, așa cum s-a întîmplat la 12 iunie 1979, cînd Bryan Allen a traversat Canalul Mîncii, parcurgînd 34 km la bordul avionului său „Albatrosul de funigei". Acest avion face parte din a doua generație de „biciclete zburătoare", după acelea din deceniul al patrulea, care erau mai degrabă planoare cu zbor prelungit. O a treia generație de avioane cu propulsie umană, confecționate din materiale noi, așa cum sînt fibrele de carbon, au ajuns la viteze medii de peste 34 km/h și sînt mult mai mici și manevrabile.

Se poate anticipa deja că acest gen de aparate de zburat, ca și alte tipuri de vehicule cu propulsie umană, nu vor rămîne doar materiale sportive, ci își vor găsi întrebuințarea ca modalități practice de deplasare în diferite condiții speciale. Însă, chiar referindu-ne numai la obiectivul stabilirii de noi recorduri, trebuie să remarcăm în acest

caz natura complexă a performanţelor, la a căror realizare concură atît „maşina musculară", cît şi creativitatea şi inteligenţa umană.

* * *

În această discuţie asupra termodinamicii globale a organismelor, ne-am referit pînă acum exclusiv la animale, datorită posibilităţii de a le compara într-un mod simplu cu sistemele artificiale elaborate de om în vederea conversiei energiei potenţiale a legăturilor chimice din moleculele combustibilului, în travaliu utilizabil. În cazul plantelor, faptul că nu se efectuează travaliu mecanic sensibil, nu implică deloc că nu ar avea loc conversii de energie, căci tocmai în aceste organisme — şi numai în ele — se realizează transformarea energetică primordială de care depinde existenţa întregii biosfere : fixarea energiei radiante solare ca energie chimică, prin sinteza de compuşi organici, direct din substanţe anorganice. În cloroplaşti, organitele celulare specializate pentru fotosinteză ale plantelor, se produce prima şi cea mai radicală conversie de energie, prin care întreaga materie vie de pe Pămînt este racordată la energetica cosmică.

Tocmai datorită caracterului său primordial, prima dintre transformările de energie, ale căror mecanisme le vom prezenta în capitolul următor, va fi captarea energiei radiante, asupra căreia vom mai reveni apoi în cadrul discutării, fluxurilor de energie în sistemele ecologice. Înainte însă de a aborda mecanismele de bază ale bioenergeticii celulare, se impune examinarea cu atenţie a unei caracteristici termodinamice esenţiale a tuturor fenomenelor biologice : ireversibilitatea.

II.3. IREVERSIBILITATEA PROCESELOR BIOLOGICE

Problemele de energetică a sistemelor biologice discutate anterior confirmă afirmaţia că termodinamica este în măsură să îi ofere biologiei un cadru conceptual adecvat abordărilor de tip sistemic şi generalizator, în termeni cantitativi riguroşi, similari acelora în care sînt studiate sistemele tehnice de conversie a energiei. Această posibilitate nu este deloc întîmplătoare, ci derivă în fond din caracteristica comună, adesea ignorată, a tehnicii şi a biologiei, de a studia sisteme cu funcţionare orientată spre atingerea unor obiective (pe care şi le-a propus constructorul) în cazul sistemelor tehnice, sau a unor performanţe care să permită încadrarea optimă în mediu (în cazul organismelor).

Termodinamica clasică se ocupă cu relaţiile existente între parametrii unui sistem, atunci cînd acesta se găseşte în stare de echilibru termodinamic, deci cînd în el nu se desfăşoară nici un fel de proces, sau atunci cînd sistemul trece printr-o succesiune continuă de stări de echilibru, suferind o transformare reversibilă. Dar procesele reversibile reprezintă doar o noţiune ideală, o abstractizare ce nu îşi poate găsi decît corespondenţe aproximative pentru condiţii impuse artificial, dar nu şi în cazul proceselor din materia vie.

După cum s-a arătat în Cap. I, toate sistemele biologice sînt „deschise", avînd permanente schimburi de substanţe şi de energie cu exteriorul, iar fluxurile respective sînt în mod esenţial procese ireversibile. Însăşi evoluţia în sens unic a oricărui organism, de la naştere către maturizare şi apoi declin, face lipsit de sens să se considere în biologie procese reversibile.

Referitor la limitările fizicii clasice şi la inadecvarea ei de a descrie sistemele vii, în 1944 E. Schrödinger scria : „... după tot ce am învăţat despre structura materiei vii, trebuie să fim pregătiţi a o găsi lucrînd într-un fel ce nu poate fi redus la legile obişnuite ale fizicii ... nu pentru că există vreo forţă nouă care controlează comportamentul atomilor din organismul viu, ci pentru că construcţia este deosebită de tot ce am testat pînă acum în laboratorul de fizică". În aceeaşi lucrare, el a afirmat cu clarviziune că „materia vie, cu toate că nu eludează legile fizicii, aşa cum au fost ele stabilite pînă acum, poate să implice alte legi ale fizicii, încă necunoscute, dar care, odată revelate, vor deveni o parte la fel de esenţială a acestei ştiinţe ca şi primele. Unele dintre limitările fizicii la care s-a referit Schrödinger au început să fie depăşite prin dezvoltarea, în special de către I. Prigogine şi şcoala sa, a termodinamicii proceselor ireversibile. Această extindere a termodinamicii o face adecvată descrierii sistemelor deschise, traversate de fluxuri de energie liberă, aşa cum sînt organismele.

Spre deosebire de termodinamica clasică (ce operează cu parametrii „de stare" ai sistemului, avînd valori bine precizate numai în stările de echilibru termodinamic), termodinamica proceselor ireversibile se referă în mod explicit la *fluxurile* ce au loc într-un sistem supus acţiunii unor *forţe*. Aceşti termeni au în termodinamică o accepţiune generalizată, prin forţă înţelegîndu-se, de obicei, un gradient spaţial de presiune, temperatură, concentraţie, potenţial electric etc., adică diferenţa între valorile pe care le au parametrii intensivi (ce nu depind de cantitatea de substanţă) în diferite puncte din sistem, raportată la distanţa între acele puncte. De asemenea, afinitatea chimică dintre moleculele de reactanţi este şi ea o forţă termodinamică ; ea diferă însă de precedentele, prin faptul că nu are carac-

ter vectorial, căci în sistemele omogene, afinitatea unei reacţii chimice este aceeaşi în orice punct. Forţele reprezintă cauzele ce determină fluxurile, adică pe de o parte fenomene de transport de substanţe, de căldură, de sarcină electrică şi, pe de altă parte, reacţii chimice.

Analizat în detaliu, orice fenomen fizic constă din trecerea de la o regiune la alta a unui sistem a unei cantităţi de substanţă, de căldură (în general, de energie) sau de electricitate, adică din fluxurile de componenţi (notate cu $J_1, J_2, \ldots$), de căldură (J_q), de electricitate (J_e). Aceste fluxuri reprezintă variaţia în unitatea de timp a cantităţilor din respectivele mărimi, aflate în unitatea de volum din sistemul considerat. În cazul reacţiilor chimice, fluxul reprezintă chiar viteza reacţiei, aşa cum este definită în cinetica chimică, drept variaţia concentraţiei reactanţilor în unitatea de timp.

Pentru sistemele în care ar avea loc idealele procese reversibile variaţia entropiei ar fi determinată numai de schimbul de căldură cu exteriorul: $\mathrm{d}S = (\mathrm{d}Q/T)_{rev}$. În cazul proceselor reale, ireversibile, variaţia entropiei sistemului este, după cum am văzut în § II.1) mai mare decît aceea produsă numai de schimbul de căldură: $\mathrm{d}S > (\mathrm{d}Q/T)_{irev}$. Datorită acestei inegalităţi, se poate defini o cantitate de căldură $\mathrm{d}\bar{Q}$, apărută în sistem prin degradarea energiei libere, care se adaugă la căldura schimbată cu exteriorul

$$\mathrm{d}S = (\mathrm{d}Q/T)_{irev} + \mathrm{d}\bar{Q}/T\,;\ \mathrm{d}\bar{Q} > 0$$

Regăsim astfel faptul discutat în primul paragraf că, într-un sistem în care au loc procese ireversibile, variaţia entropiei constă atît din *schimbul* de entropie cu exteriorul: $\mathrm{d}_e S = (\mathrm{d}\bar{Q}/T)_{rev}$, cît şi din *producerea* de entropie în sistem, prin degradarea unei părţi din energia liberă: $\mathrm{d}_i S = (\mathrm{d}\bar{Q}/T) > 0$.

Viteza de scădere a energiei libere a sistemului, prin degradarea ei în cursul proceselor ireversibile, se numeşte „funcţia de disipare" (Rayleigh), notată în mod uzual cu Φ: $\Phi = T \cdot \dfrac{\mathrm{d}_i S}{\mathrm{d}t}$. Se demonstrează că intensitatea disipării de energie liberă în sistem este suma produselor între fluxurile (notate cu J) şi forţele (notate cu X) conjugate, corespunzătoare tuturor proceselor:

$$\Phi = J_1 \cdot X_1 + J_2 \cdot X_2 + \ldots + J_n \cdot X_n$$

Calculul fiecăreia din contribuţiile $J_i X_i$ la funcţia de disipare permite să se precizeze modul în care evoluează în timp sistemul. Astfel, toate procesele pentru care produsul între flux şi forţă este pozitiv determină în mod efectiv o degradare de energie liberă şi o creştere a

entropiei, în timp ce pentru unele procese este posibil să decurgă în sens anti-entropic, determinînd o scădere a entropiei în sistem (produsul $J \cdot X$ fiind negativ). Principiul al II-lea al termodinamicii impune ca, pentru ansamblul proceselor din orice sistem să fie o disipare de energie liberă ($\Phi > 0$) şi, deci, o producere netă de entropie, dar nu impune vreo restricţie în cazul fiecărui proces în parte.

Existenţa într-un sistem a unei forţe determină apariţia fluxului conjugat ei, care tinde întotdeauna să o anuleze. De exemplu, un gradient de temperatură determină un flux de căldură de la temperatura mai ridicată la cea inferioară, pînă cînd ac este temperaturi se egalează şi gradientul dispare. Dacă într-un sistem care evoluează spontan (deci într-un sistem izolat) există la un moment dat mai multe forţe, în el se vor produce fluxurile corespunzătoare, pînă cînd toate forţele devin nule. Aceasta este starea de echilibru termodinamic în care a încetat şi producerea de entropie: $\Phi_{ech} = 0$, iar entropia sistemului rămîne la valoarea maximă atinsă.

Însă, cînd un sistem deschis nu evoluează spontan ci, prin intervenţia unor cauze externe, anumite forţe sînt menţinute la valori constante, sistemul evoluează către o stare în care disiparea de energie liberă şi producerea de entropie să fie minime în condiţiile date dar nu sînt zero. Aceasta este o *stare staţionară*, numită uneori şi echilibru dinamic, în care toate caracteristicile sistemului, deci şi entropia sa sînt constante în timp. În termeni matematici, aceasta înseamnă că derivata entropiei este zero:

$$\frac{\mathrm{d}S_{st}}{\mathrm{d}t} = 0$$

Avînd însă în vedere că variaţia totală a entropiei constă din cei doi termeni discutaţi anterior, rezultă:

$$\frac{\mathrm{d}_e S_{st}}{\mathrm{d}t} + \frac{\mathrm{d}_i S_{st}}{\mathrm{d}t} = 0,\ \text{deci:}\ \frac{\mathrm{d}_e S_{st}}{\mathrm{d}t} = \frac{-\mathrm{d}_i S_{st}}{\mathrm{d}t},$$

adică un sistem aflat în stare staţionară elimină în exterior toată entropia ce se produce prin procesele ireversibile care au loc în el.

În fig. II.9 sînt ilustrate, într-un caz extrem de simplu, stările de echilibru şi cele staţionare.

O proprietate remarcabilă a stărilor staţionare ce se stabilesc în condiţii nu prea îndepărtate de echilibru, adică atunci cînd forţele menţinute constante sînt suficient de mici încît fluxurile corespunzătoare să nu fie turbulente, este faptul că aceste stări sînt stabile. Dacă apare o perturbaţie, ce tinde să scoată sistemul din starea staţionară, fluxurile din interiorul său se modifică astfel încît să

anuleze perturbația și să readucă sistemul în starea staționară anterioară.

Considerînd organismele drept sisteme pentru care unele forțe termodinamice sînt menținute constante, rezultă că ele evoluează pe măsura maturizării către o stare aproximativ staționară. În această

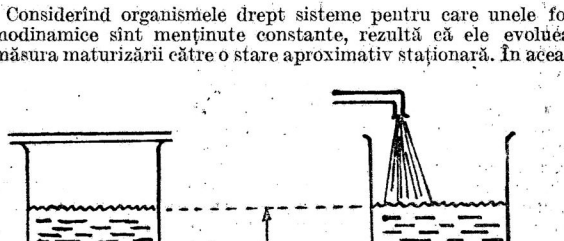


Fig. II.9. Echilibrul (*a*) și stare staționară de curgere γ(*b*) în cazul unui rezervor cu lichid. În ambele situații nivelul rămîne constant în timp, în cazul *a* neavînd loc în sistem nici un proces, iar în *b*, sistemul fiind traversat de un flux de lichid.

situație, caracteristicile lor (greutate, consum de oxigen, etc.) se mențin constante și ele prezintă maximum de stabilitate față de factorii perturbatori externi. Ca urmare a faptului că parametrii mediului terestru variază mult mai amplu decît ai celui acvatic, în cazul organismelor terestre superioare (păsări și mamifere), s-au dezvoltat mecanismele homeostatice de menținere constantă și a acelor parametri ai mediului intern, care în exterior variază considerabil, așa cum este temperatura, la care ne-am referit în paragraful precedent.

În afara degajării în exterior a entropiei produse prin disiparea unei părți din energia liberă a sistemului în cursul proceselor care au loc în el, termodinamica proceselor ireversibile a mai clarificat și mecanismul de diminuare a disipărilor prin desfășurarea cuplată, în același moment și în același loc, a cîte două procese, dintre care unul decurge în sens anti-entropic, determinînd creșterea energiei libere a sistemului, iar altul decurge în sensul spontan, de creștere a entropiei și de scădere a energiei libere a sistemului (fig. II.10).

Exemplul intuitiv prezentat în fig. II.10 este un analog mecanic al multiplelor *procese cuplate* care au loc în celulele vii. El arată de ce procesele cuplate, ce decurg în sensul creșterii entropiei, sînt

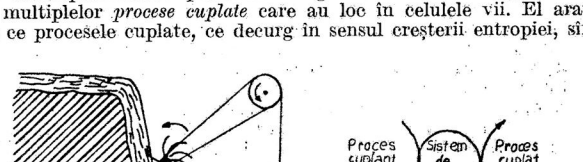


Fig. II.10. Exemplu mecanic de cuplaj între un proces disipativ de energie liberă (curgerea apei) și un altul restaurator (ridicarea greutății), prin care este restocată o parte din energia disipată de primul proces.

numite „downhill" (descendente), iar cele cuplate, care merg în sensul scăderii entropiei, sînt numite „uphill" (ascendente). De asemenea, este de notat faptul că realizarea cuplajului implică un cadru structural adecvat, echivalînd cu angrenajul din figură, care să facă în mod concret, material, legătura între cele două procese.

O lege generală din termodinamica proceselor ireversibile, numită *principiul lui Curie*, arată că, fără un astfel de cadru structural specializat, într-un mediu omogen, nu este posibil ca reacțiile chimice donoare de energie să determine procese de transport în sens antientropic, deoarece afinitatea reacțiilor chimice este o forță scalară, iar fluxurile de transport sînt orientate spațial, deci vectoriale. Trebuie remarcat însă, că profunda neomogenitate a sistemelor biologice (relevată în Cap. I), face posibil cuplajul între reacțiile chimice metabolice și diferitele fenomene de transport, pe baza căruia se desfășoară toate funcțiile celulare. Analogia între cuplajul mecanic, ilustrat în fig. II.10, și procesele cuplate din materia vie se referă exclusiv la aspectul funcțional, căci în procesele metabolice întotdeauna cuplajul este la nivel molecular, constînd din transferul de energie între molecule.

Existența proceselor cuplate decurge, în ultimă instanță, din alcătuirea atomo-moleculară a materiei, reflectată în faptul că aceleași micro-obiecte (particule, atomi, molecule) participă atît la fenomenele de transport de substanțe, cît și de energie, de sarcină

electrică, precum și la transformările chimice. Astfel, dacă într-o incintă cu gaz există un gradient de temperatură, adică o forță termodinamică X_q, se va produce un flux de căldură J_q, ce tinde să anuleze X_q. Fluxul de căldură înseamnă însă un transfer al energiei de agitație termică a moleculelor, ceea ce implică în mod evident și deplasări ale moleculelor. Odată cu J_q, se produce deci și un flux de substanță J_i care creează un gradient de densitate, deci dă naștere unei forțe X_i ce va tinde să producă fluxuri în sens invers. În fizică sînt descrise numeroase astfel de cuplaje simple, de genul termodifuziei : efecte termoelectrice, de electrodifuzie etc.

Generalizînd această analiză, se poate afirma că un anumit flux J_i dintr-un sistem nu depinde numai de forța X_i cu care este conjugat, ci și de celelalte forțe din sistem ($X_{k \neq i}$). Atunci cînd aceste forțe nu au valori mari, adică în stări apropiate de echilibru, între fluxuri și forțe este o dependență liniară, de proporționalitate directă, fiecare flux putînd fi scris sub forma :

$$J_i = L_{i1}X_1 + L_{i2}X_2 + \ldots + L_{in}X_n \quad (i = 1, 2, \ldots, n)$$

În aceste relații, coeficienții L_{ik} sînt niște parametri constanți ce caracterizează alcătuirea internă a sistemului respectiv.

Aceste *ecuații fenomenologice liniare* exprimă într-o formă generală o serie de legi experimentale simple. Astfel, legea lui Ohm din electricitate arată că intensitatea curentului electric printr-un rezistor este proporțională cu diferența de potențial între capetele acestuia ; legea lui Fourier, pe care am utilizat-o deja în § II.2, arată că fluxul de căldură prin conducție termică este proporțional cu diferența de temperatură care îl provoacă ; legea lui Fick arată că fluxul de masă într-un mediu fluid neomogen este proporțional cu gradientul de concentrație existent în acel mediu. Spre deosebire de aceste legi simple, ecuațiile fenomenologice iau în considerare și toate posibilitățile de cuplaj între diferite fenomene.

Deoarece procesele organizatoare, antientropice, se pot desfășura numai pe seama celor disipative, entropice, ansamblul lor constituie procese *cuplate*. O reprezentare simbolică sugestivă a proceselor cuplate este ca în fig. II.11, în care un angrenaj este pus în mișcare de procesul disipativ (săgeata descendentă), care este deci *cuplant*, sau antrenant, al procesului antientropic, organizator (săgeata ascendentă).

După cum am menționat în contextul caracteristicilor generale ale sistemelor vii (§ I.2), desfășurarea cuplată a proceselor exo- și endoenergetice este o regulă bază a metabolismului celular. Din punct de vedere al variațiilor de entropie, procesele exoenergetice

sînt producătoare de entropie, deci decurg în sensul dezorganizării sistemului, iar cele prin care se stochează energie liberă în sistem implică creșterea gradului de ordonare spațială a componenților

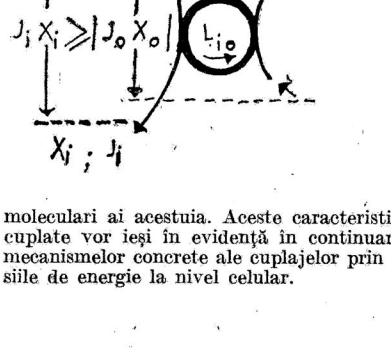


Fig. II.11. Reprezentarea convențională a cuplajului între un flux disipativ (J_i) și un altul structurant (J_o). Existența forței de „input" (X_i) generează fluxul J_i, care tinde să o anuleze. Prin cuplaj, exprimat de coeficientul L_{io} și simbolizat de roata de angrenaj, se produce fluxul de „output" (J_o), care creează forța X_o.

moleculari ai acestuia. Aceste caracteristici de bază ale proceselor cuplate vor ieși în evidență în continuare, pe măsura prezentării mecanismelor concrete ale cuplajelor prin care se realizează conversiile de energie la nivel celular.

CAPITOLUL III

CONVERSIILE DE ENERGIE ÎN CELULE

Faptul că toate organismele au alcătuire celulară face ca transformările de energie din materia vie să aibe loc în structuri celulare specializate şi să reprezinte funcţii celulare bine definite. Noţiunile termodinamice generale, introduse în capitolul precedent, le vom aplica în cele ce urmează pentru descrierea unor fenomene biofizice de importanţă majoră. Astfel, vom descrie mecanismele de bază ale proceselor prin care celulele îşi obţin energia liberă într-o formă accesibilă imediat tuturor utilizărilor, apoi vom analiza fenomenele de transport prin biomembrane, procese prin care se realizează schimburile de substanţe implicate în metabolismul celular. În continuare, vom analiza conversia chemoelectrică de energie în membranele celulare, cu referire specială la celulele excitabile, adică fenomenele ce stau la baza funcţionării sistemului nervos şi conversia chemomecanică de energie în sistemele contractile.

III.1 PROCESE CUPLATE ÎN BIOENERGETICA CELULARĂ

Cuplajul între procesele prin care se degajă şi cele prin care este captată energia (exo- şi, respectiv, endo-energetică) este una dintre cele mai fundamentale caracteristici ale conversiilor din materia vie. Numai astfel este posibilă atingerea unor randamente mari căci, de vreme ce, odată cu eliberarea unei cantităţi de energie, o mare parte din aceasta este restocată în sistem, degradările sub formă de căldură sînt mult reduse. Putem distinge diferite ansambluri de procese cuplate: dezexcitări şi excitări electronice, desfaceri şi formări de legături chimice, disiparea unor gradienţi spaţiali de concentraţie sau de potenţial electric şi apariţia altor gradienţi etc.

Dincolo de marea diversitate a detaliilor, se constată o schemă remarcabil de unitară pentru stocarea şi utilizarea energiei libere

în toate celulele vii: intrarea iniţială de energie radiantă (în cazul organismelor foto-lito-trofe) şi chimică (în cazul organismelor chemo-organo- şi chemo-lito-trofe) antrenează formarea de legături fosfatice macroenergice în compuşi de tipul ATP. Hidroliza acestor legături este apoi procesul cuplant ce permite desfăşurarea tuturor funcţiilor celulare.

Procesul endoenergetic de formare a legăturilor fosfatice macroenergetice este realizat de complexul enzimatic ATP-sintetaza, localizat în membrana mitocondrială internă, în membrana tilacoidală a granulelor din cloroplaşti şi în membrana plasmatică bacteriană. Indiferent de localizare, ATP-sintetaza realizează legătura pirofosforică dintre ADP şi o moleculă de fosfat organic pe baza energiei eliberate prin disiparea unui gradient electrochimic transmembranar al protonilor (H^+). La rîndul său, acest gradient este creat datorită circulaţiei orientate prin respectivele membrane a electronilor cu potenţial reducător (deci cu energie mare), aparuţi fie în urma absorbţiei unor fotoni, fie din oxidarea metabolică a nutrimentelor (Fig. III.1). Atît foto-fosforilarea din cloroplaşti şi din bacteriile fotosintetice, cît şi fosforilarea oxidativă din mitocondrii se realizează, deci, prin cuplajul chemiosmotic între reacţii chimice şi fenomene de transport. Acest cuplaj este posibil numai într-un mediu anizotrop, compartimentat de către membrană, aşa cum sînt şi mitocondriile şi cloroplaştii (Fig. III.2). Meritul de a fi relevat posibilitatea şi importanţa fundamentală în bioenergetică a acestui tip de cuplaj îi revine biochimistului britanic P. Mitchell, (căruia i-a fost acordat premiul Nobel în anul 1978).

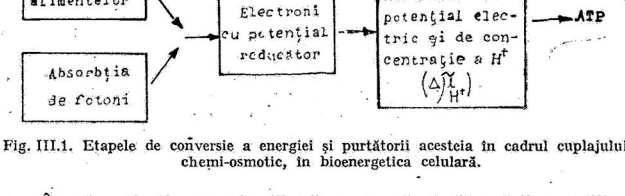


Fig. III.1. Etapele de conversie a energiei şi purtătorii acesteia în cadrul cuplajului chemi-osmotic, în bioenergetica celulară.

În cloroplaşti, energia liberă necesară desfăşurării reacţiilor endergonice, prin care se produc hidraţi de carbon din CO_2 şi H_2O provine de la cuantele de energie radiantă adsorbită de moleculele

de clorofilă din membranele tilacoidale. Acestea sînt grupate în ansambluri de cîteva sute, împreună cu pigmenți accesorii (carotenoizi) formînd complexe antenă. Energia radiantă, colectată de oricare dintre moleculele proteice care sînt asociate cu clorofila, este „canalizată" către o moleculă de clorofilă din complex, care funcționează ca centru de reacție. Electronii centrului de reacție, excitați de către cuantele de lumină, sînt preluați de o moleculă acceptoare de electroni, lăsînd în clorofilă un „gol" încărcat pozitiv, ce are o mare afinitate pentru electroni. Acest gol este imediat umplut cu electroni preluați de la o moleculă donor, învecinată. Ansamblul celor trei molecule: clorofila din centrul de reacție, acceptorul și donorul de electroni, constituie un fotosistem care utilizează cuantele de lumină pentru producerea unor donori puternici de electroni, adică pentru apariția de electroni cu potențial reducător mare.

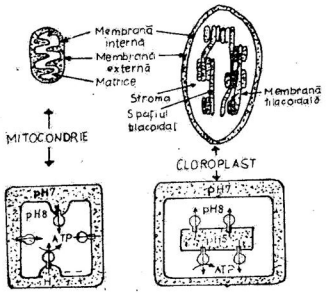


Fig. III.2. Compartimentarea mitocondriilor și a cloroplaștilor. În mitocondrie sînt două compartimente, matricea internă și spațiul intermembranar, separate de membrana internă, în timp ce în cloroplast este și un al treilea compartiment — spațiul tilacoidal. Echipamentul molecular ce realizează cuplajul chemiosmotic în mitocondrie este localizat pe membrana internă, iar în cloroplast pe membrana tilacoidală.

În cazul formei celei mai complexe a fotosintezei (numită fotofosforilare neciclică) prin care se produc și ATP și NADPH, sînt două fotosisteme ce acționează în serie. În primul (numit totuși, din motive istorice, fotosistemul II), 4 electroni sînt luați de la o moleculă de apă de către o enzimă ce descompune apa și ei umplu golurile create de către lumină în molecula de clorofilă a centrului de reacție. Din această descompunere a apei rezultă și O_2 degajat prin fotosinteză. Pentru fiecare moleculă de apă descompusă, sînt utilizate patru cuante de lumină și apar patru donori de electroni. Fiecare dintre aceștia transferă electroni printr-o succesiune de transportori (Fig. III.3) similară, în principiu, cu aceea din membrana mitocondrială internă. Dezexcitarea treptată a electronilor (proces

exergonic) cuplează procesul antientropic de *pompare* a unor protoni prin membrana tilacoidală, în spațiul tilacoidal, astfel apărînd un gradient electrochimic al protonilor ($\Delta\mu_{H^+}$). Disiparea acestui gradient, prin „curgerea" în sens entropic a protonilor din spațiul tilacoidal către stroma cloroplastului, antrenează sinteza ATP de către complexul ATP-sintetazic, localizat tot în membrana tilacoidală.

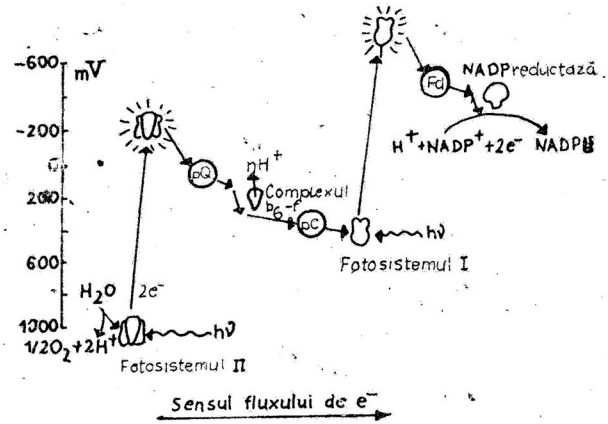


Fig. III.3. Variațiile de energie liberă, exprimată prin valorile potențialului redox, ale electronilor preluați de la o moleculă de apă și care ajung la $NADP^+$, prin excitarea lor de către fotonii absorbți de cele două fotosisteme, urmată de dezexcitarea cuplată cu formarea unui gradient protonic și reducerea $NADP^+$.

Acceptorul final de electroni din lanțul de transportori este un al doilea fotosistem (numit fotosistemul I) care captează fiecare electron în golul creat prin excitarea de către altă cuantă în clorofila centrului său de reacție. În final, electronul care a părăsit fotosistemul I are un potențial reducător suficient încît, prin dezexcitare, să antreneze reducerea $NADP^+$ la NADPH. Astfel, energia radiantă a celor doi fotoni, care au excitat succesiv fiecare electron, este stocată în legăturile chimice din ATP și NADPH.

În mitocondrii, mai exact în matricea mitocondrială, se petrece ultima etapă a catabolismului, după ce etapele preliminare de degradare a nutrimentelor au avut loc mai întîi în tractul digestiv (al animalelor) și apoi în citoplasma celulelor (Fig. III.4). Astfel, în tractul digestiv se ajunge de la biomasa consumată, la unitățile monomerice ale macromoleculelor : aminoacizi, monozaharide, acizi grași. Aceste molecule organice mici intră în celule, în a căror citoplasmă sînt descompuse într-o a doua etapă pînă la piruvat. Această

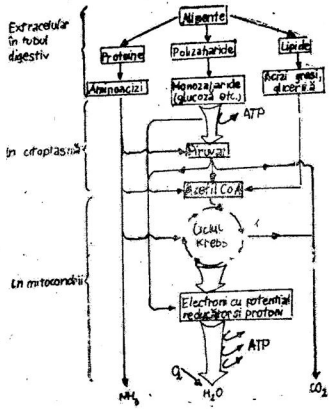


Fig. III.4. Schema de ansamblu a proceselor catabolice de oxidare a alimentelor în organismele chemo-organotrofe.

substanță intră în matricea mitocondrială și este transformată în grupările acetil ale acetil coenzimei A (acetil CoA). Cea mai mare cantitate de acetil CoA rezultă din oxidarea acizilor grași, al căror conținut energetic este maxim, comparativ cu al celorlalte unități monomerice. Acetil CoA suferă tot în matricea mitocondrială, o serie de transformări — ciclul lui Krebs sau al acizilor tricarboxilici — fiecare transformare fiind catalizată de către o enzimă specifică. Ca urmare a acestor transformări, grupările acetil sînt oxidate, rezultînd două molecule de CO_2 și de două ori cite doi protoni (H^+) și doi electroni (e^-) cu energie cinetică mare, datorită expulzării lor din legăturile chimice la care participau. După cum, într-un tub de descărcări electrice în gaze, electronii liberi sînt atrași de

anod, tot astfel electronii rezultați din ciclul lui Krebs sînt atrași de molecule acceptoare de electroni din matricea mitocondrială. Dar ei nu rămîn la acestea ci sînt preluați de alte molecule din membrana mitocondrială internă, a căror afinitate este mai mare (ca și cum într-un tub electronic ar fi un al doilea electrod la un potențial și mai pozitiv decît primul).

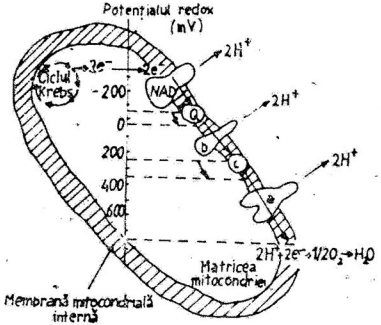


Fig. III.5. Eliberarea treptată a energiei electronilor, pe măsura trecerii lor de la un transportor, la altul, în membrana mitocondrială internă.

Procesul de acceptare și apoi cedare a electronilor se repetă, aceștia fiind preluați succesiv de șase tipuri de molecule proteice, care sînt dispuse într-o secvență spațială bine definită în membrana mitocondrială, alcătuind „lanțul transportorilor de electroni". În ultimă instanță, electronii se combină cu protonii și cu oxigenul, dînd molecule de apă, dar ceea ce contează este faptul că trecerea lor, de la un transportor la altul, înseamnă o cedare în trepte a energiei pe care o posedau inițial (Fig. III.5).

CUPLAJUL CHEMIOSMOTIC

Pierderea treptată a energiei electronilor antrenează scoaterea în afara matricii mitocondriale a unui număr de protoni care sînt vehiculați odată cu electronii. Astfel se creează un gradient electrochimic de pH și de potențial electric între matrice (încărcată negativ) și exterior, unde sînt în exces ioni H^+ și este un potențial electric pozitiv. Cuplajul între procesele redox de acceptare și pierdere de

electroni și acelea de separare spațială a protonilor, relevat după 1960 de P. Mitchell, permite ca o parte din energia eliberată în ciclul lui Krebs să fie stocată inițial sub forma gradientului electrochimic de pH* și de potențial electric:

$$\Delta\tilde{\mu}_{H^+} = \tilde{\mu}^{ext}_{H^+} + \tilde{\mu}^{matrice}_{H^+} = F(\psi^{ext} - \psi^{matrice}) - 2{,}3RT(pH^{ext} - pH^{matrice})$$

Semnul (—) și coeficientul 2, 3 din fața termenului dependent de pH apar deoarece: $\ln C_{H^+} = 2{,}3 \cdot \log C_{H^+} = -2{,}3$ pH. Gradientul protonic $\Delta\tilde{\mu}_{H^+}$ acționează ca o forță proton-motoare, ce împinge protonii spre interiorul mitocondriei. Forța proton-motoare (f.p.m.) transmembranară poate fi exprimată în mV, ca diferența efectivă de potențial ce înglobează și gradientul de pH: f.p.m. $= \Delta\Psi - \frac{2{,}3RT}{F}(\Delta pH)$. Valorile tipice ale f.p.m. în mitocondriile aflate în activitate oxidativă sînt în jur de 220 mV, provenind dintr-o diferență de potențial electric de 160 mV și o diferență de —1 unitate pH ($pH^{ext} \approx 7$ și $pH^{matrice} \approx 8$). Protonii nu pot intra decît prin zone specializate ale membranei mitocondriale, căci în rest aceasta este impermeabilă pentru ei, datorită caracterului hidrofob al componenților săi.

Zonele specializate, prin care protonii pot traversa membrana, sînt complexe enzimatice cu rolul de ATP-sintetaze, în care fluxul entropic de distribuire omogenă a H^+ antrenează procesul antientropic de formare a ATP din ADP și fosfat anorganic (P). În acest fel, dezexcitarea în trepte a electronilor, rezultați odată cu dehidrogenarea substraturilor metabolice, cuplează apariția forței proton-motoare transmembranare, iar această forță cuplează fosforilarea, astfel că peste 50% din energia degajată în procesele de oxidare se regăsește în legăturile $-\overset{\|}{P}-O-\overset{\|}{P}-$ ale ATP.

Forța proton-motoare determină, prin intermediul ATP-sintetazei mitocondriale, formarea unei legături pirofosforice între ADP și un fosfat anorganic, conform cu schema:

$$ADP + P + H^+_e \rightarrow ATP + H_2O + H^+_i,$$

pătrunderea protonilor din exterior, în matricea mitocondrială, deplasînd echilibrul în sensul formării ATP. Efectul unor substanțe

* Prin definiție, pH-ul unui mediu este valoarea cu semnul inversat a logaritmului zecimal al concentrației ionilor H^+ în acel mediu.

ca dinitrofenolul (DNP), de a întrerupe cuplajul între procesele oxidative și fosforilare, se explică prin capacitatea acestor molecule lipofile de a se include în membrana mitocondrială internă, în care formează căi de trecere a protonilor (protonofori), prin care se disipează gradientul protonic, scurt-circuitînd ATP-sintetazele. În prezența acestor molecule transportoare de protoni, au loc consumul de oxigen și transportul de electroni prin membrana mitocondrială, dar nu se mai sintetizează ATP, căci nu mai poate fi creat gradientul protonic care constituie sursa imediată de energie pentru formarea legăturilor pirofosforice. De aceea, acizii slabi lipofili, așa cum este și DNP, constituie inhibitori metabolici generali, care blochează orice funcție a organismului.

În unele situații speciale, este util chiar pentru organism să se producă decuplarea fosforilării de oxidare. Astfel, în mitocondriile celulelor din țesutul adipos brun, care constituie exclusiv o rezervă energetică specializată a mamiferelor, există o proteină care a fost evidențiată numai în acest loc, ce transportă protonii, disipînd gradientul lor electrochimic. Această proteină decuplează fosforilarea de procesele oxidative, făcînd ca toată energia eliberată prin oxidarea substraturilor să treacă în căldură. Țesutul adipos brun funcționează astfel ca o „pernă încălzitoare", care protejează de frig nounăscuții mamiferelor și readuce la temperatura normală animalele hibernante (vezi § II.2). Activitatea proteinei decuplante este stimulată de hormonul noradrenalină, cunoscut pentru acțiunea sa de creștere a degajării de căldură.

În molecula de ATP (Fig. III.6), legăturile dintre prima și a doua grupare fosfat, apoi dintre aceasta și cea de a treia, sînt numite „macroergice", deoarece, prin hidroliza acestor legături, se eliberează energie, utilizabilă pentru antrenarea unor procese endergonice. Deoarece, la pH-ul fiziologic, toate cele patru grupări hidroxil sînt practic disociate, hidroliza:

$$ATP^{4-} + H_2O \rightarrow ADP^{3-} + HPO_4^{2-} + H^+$$

este un proces exergonic ($\Delta G_0 = -31$ kJ/mol), în special pentru că repulsia electrostatică dintre grupările fosfat încărcate negativ, tinde să „arunce" fosfatul terminal. De asemenea, entalpia de solvatare a produșilor este mai mare decît a ionului ATP^{4-}.

Molecula de ATP funcționează ca un stocator universal, dar pe termen scurt, al energiei chimice căci, practic concomitent cu formarea sa de către ATP sintetase, acesta este hidrolizat de către ATPaze, antrenînd desfășurarea unor reacții endergonice (Fig. III.7) prin care se formează produși cu energie liberă mai mare decît a reactanților. Astfel se întîmplă în reacțiile de biosinteză, în care

cuplajul se realizează de regulă prin formarea unui intermediar fosforilat al unuia dintre reactanți, care este astfel activat:

$$ATP + R_a \rightarrow ADP + R_a \sim P;\ R_a \sim P + R_b \rightarrow R_a - R_b + P$$

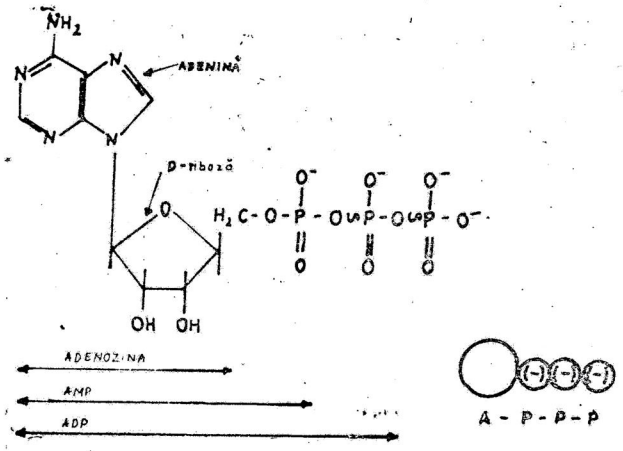


Fig. III.6. Structura moleculei de ATP arată că respingerea electrostatică reciprocă între porțiunile fosfatice terminale și prima grupare fosforil, legată de adenozină, face ca hidroliza legăturilor notate cu (~) să fie un proces exoenergetic.

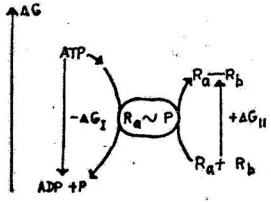


Fig. III.7. Cuplajul între procesul exoenergetic de hidroliză a ATP și o reacție endoenergetică de condensare, prin care se formează o moleculă complexă (de exemplu un dipeptid), din două molecule mai simple R_a și R_b (de exemplu, doi aminoacizi).

Referitor la mecanismul molecular al proceselor cuplate din bioenergetica celulară, merită notat și faptul că există legături fosfatice macroergice și în alți compuși, în afară de ATP, hidroliza acestor legături putînd să elibereze fie mult mai multă, fie mult mai puțină energie decît hidroliza ATP. Astfel ΔG_0 este -62 kJ/mol pentru hidroliza fosfoenolpiruvatului și numai -9 kJ/mol pentru hidroliza glicerin-3-fosfatului. Sistemul ATP/ADP este însă perechea ideală donor/acceptor de grupări fosforil, tocmai pentru că se situează la mijlocul scalei energetice.

Avînd un rol atît de important în organisme, ATP-ul este prezent în toate celulele. Dacă se raportează cantitatea de ATP la conținutul de apă din celulă, rezultă concentrații de ordin milimolar. Așa cum se va vedea și în cazul funcționării mușchiului, cantitatea de ATP prezentă la un moment dat în citoplasmă nu poate acoperi nevoile de energie decît un interval foarte scurt de timp. De exemplu, într-un organism unicelular care nu se deplasează și pentru care consumul de energie este implicat aproape exclusiv în reacțiile de biosinteză, în 2 secunde ar fi consumat tot ATP-ul din celulă. Este evident deci că intensitatea sintezei de ATP trebuie să fie foarte ridicată, pentru a asigura aprovizionarea continuă a numeroșilor utilizatori (fig. III.8). Astfel, într-un organism uman adult, se sintetizează zilnic aproximativ 70 kg de ATP (!), căci tot atîta este hidrolizat pentru a da energia necesară activităților organismului.

Un alt aspect remarcabil al cuplajelor bioenergetice este posibilitatea desfășurării lor în sensuri contrare, în funcție de condițiile mediului. Astfel, același complex enzimatic poate funcționa ca ATP-*sintetază*, atunci cînd o sursă de energie liberă, așa cum este forța proton-motoare, determină fosforilarea, sau ca ATP*ază* *, atunci cînd concentrația de ATP este ridicată și acest stocator pe termen scurt furnizează energia chimică necesară desfășurării diferitelor funcții celulare (Fig. III.8).

Funcționarea sistemului de furnizare a energiei necesare diferiților consumatori, sub forma ATP-ului sintetizat în cursul metabolismului energetic celular, poate fi comparată cu a acumulatorului cu plumb — bateria — unui autovehicul. Atunci cînd, de la o sursă externă de energie electrică, bateria este încărcată, în ea se produce transformarea sulfatului de plumb, în plumb metalic și în di-

* Enzimă ce catalizează desfacerea (hidroliza) moleculei de ATP în ADP și fosfat anorganic.

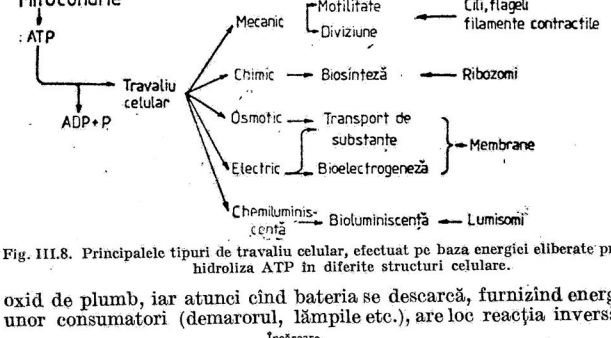


Fig. III.8. Principalele tipuri de travaliu celular, efectuat pe baza energiei eliberate prin hidroliza ATP în diferite structuri celulare.

oxid de plumb, iar atunci cînd bateria se descarcă, furnizînd energie unor consumatori (demarorul, lămpile etc.), are loc reacția inversă:

$$2\ PbSO_4 + 2\ H_2O \underset{\text{Descărcare}}{\overset{\text{Încărcare}}{\rightleftharpoons}} Pb + PbO_2 + 2\ H_2SO_4$$

În mod similar, la încărcarea „bateriei" celulare, din AMP este sintetizat ATP, iar utilizarea energiei stocate în acesta implică trecerea inversă:

$$AMP + 2\ P_i \underset{\text{Descărcare}}{\overset{\text{Încărcare}}{\rightleftharpoons}} ATP + 2\ H_2O,$$

reacția globală de mai sus fiind suma unei fosforilări a ADP-ului (1) și a unei redistribuiri a grupărilor fosfat (2):

$$2\ ADP + 2\ P_i \rightleftharpoons 2\ ATP + H_2O \quad (1)$$

$$AMP + ATP \rightleftharpoons 2\ ADP \quad (2)$$

Energia este stocată în orice sistem prin scoaterea acestuia din starea de echilibru, către care sistemul revine atunci cînd funcționează. Astfel, în acumulatorul cu plumb, electronii de la sursa de curent care o încarcă au un potențial electrochimic ridicat, care le permite să descompună sulfatul și să genereze acidul sulfuric. Cînd acumulatorul funcționează, fără să fie simultan încărcat, acidul sulfuric trece în sulfat, concentrația de acid în electrolitul bateriei exprimînd direct gradul de încărcare al acesteia.

Bateria celulară este încărcată prin primirea grupărilor fosforil cu potențial chimic ridicat, capabile să formeze legăturile pirofosforice. Încărcarea bateriei celulare este maximă atunci cînd toată

cantitatea de adenilat din sistem ar fi numai ca ATP și minimă, atunci cînd ar fi numai ca AMP. Ținînd seama și de faptul că pentru transformarea în ATP a AMP sînt necesare două grupări fosforil, iar pentru transformarea în ADP este necesară o singură grupare fosforil, rezultă că 1 mol de ADP poate servi la formarea a 1/2 moli de ATP. De aceea, gradul de încărcare al sistemului energetic celular poate fi exprimat printr-un parametru adimensional subunitar, în care apar concentrațiile celor trei forme moleculare: (AMP) (ADP) și (ATP), sub care se poate găsi rezerva totală de adenilat din celulă. Acest parametru:

sarcina energetică = [(ATP) +1/2 (ADP)]/[(ATP) + (ADP)+(ATP)]

variază în mod liniar în funcție de energia metabolică stocată.

III.2. FENOMENE DE TRANSPORT PRIN MEMBRANELE BIOLOGICE

Necesitatea menținerii distincte față de mediu a compoziției organismului, apoi a diferitelor sale compartimente unul față de altul, ca și necesitatea controlului permanent al fluxurilor de substanțe și de energie între acestea, impun existența unor limite de separație dotate cu „echipamentul molecular" adecvat unei funcționări active eficiente.

Corespunzător cerințelor de a delimita a) organismul față de mediu, b) celulele între ele, c) organitele și compartimentele subcelulare între ele, există trei clase mari de membrane: a) membranele pluricelulare (epiteliile), b) membranele plasmatice sau celulare, c) membranele intraplasmatice (citomembranele) și ale organitelor celulare. Deoarece membranele pluricelulare se comportă ca un ansamblu de membrane celulare dispuse în serie și/sau în paralel, iar, pe de altă parte, atît membranele celulare cît și cele subcelulare au aceleași caracteristici structurale și funcționale de bază, se poate vorbi despre membrane biologice (biomembrane) în mod general și unitar. În afara rolului lor de *bariere selective* pentru solviți și apă, membranele constituie *suportul structural* al foarte multor enzime și al receptorilor cu care interacționează moleculele care au rol de mesageri chimici.

Membranele constituie un tip de structură supramoleculară definitorie pentru întreaga materie vie căci, cu unica excepție a virusurilor, toate formele de viață au alcătuire celulară și toate celulele sînt delimitate de exterior prin membrana plasmatică ce are același plan de organizare la toate organismele. Ele definesc spațiul în care au loc procesele metabolice și asigură compartimentarea și anizotropia materiei vii, fără de care nu ar fi posibilă desfășurarea simultană și coerentă a ansamblului extrem de complex de trans-

formări chimice şi de conversii energetice implicate în metabolismul celular. Membranele reprezintă, de asemenea, sediul iniţial al recepţiei stimulilor (de orice natură) din mediu şi cadrul specific pentru realizarea principalelor transformări energetice (foto-chimice, chemo-chimice, chemo-electrice), dar funcţia lor primară definitorie este reglarea schimburilor de substanţe ale celulelor cu exteriorul.

În afară de îndeplinirea cerinţei evidente ca moleculele necesare sintezelor biochimice să intre în citoplasmă, iar cataboliţii să iasă, membrana plasmatică reglează. prin fenomenele de transport al apei şi microionilor anorganici, proprietăţile mediului citoplasmatic: tonicitatea, tăria ionică, pH-ul etc. Pentru îndeplinirea acestor funcţii, membranele trebuie să reprezinte bariere care să împiedice difuzia liberă a oricărei molecule în şi din citoplasmă, dar aceste bariere trebuie să fie selective, lăsînd să treacă diferenţiat, sau chiar acumulînd în mod selectiv diferite specii moleculare.

După cum rezultă din întregul capitol IV, membranele sînt direct implicate în realizarea majorităţii conversiilor de energie în celule, în recepţia stimulilor externi de diferite naturi, inclusiv a antigenilor, hormonilor şi a medicamentelor, precum şi în propagarea semnalelor în sistemul nervos. De asemenea, atingerea unor obiective practice majore, cum ar fi desalinizarea apei de mare şi recuperarea de deşeuri poluante din apele reziduale, este condiţionată tot de elucidarea fenomenelor de transport prin membrane. Toate acestea au făcut ca studiul biomembranelor să constituie una dintre direcţiile fundamentale de cercetare în biofizica contemporană.

STRUCTURA MEMBRANELOR CELULARE

Membranele plasmatice sînt informaţiuni flexibile avînd grosimea de numai 60—100 Å, care însă pot fi izolate şi separate de citoplasmă ca entităţi distincte. În compoziţia membranelor izolate se găsesc mai ales lipide şi proteine, în proporţii ce pot să varieze de la aproximativ 25% proteine, în membranele tecilor de mielină, pînă la 75% proteine, în unele membrane bacteriene.

Dintre proteinele membranare, unele pot fi disociate prin tratamente nedistructive, de exemplu prin spălare cu soluţii saline, în timp ce altele nu pot să fie extrase decît prin solubilizare cu agenţi chimici de tipul detergenţilor, care distrug structura membranei şi adesea modifică conformaţia spaţială a respectivelor proteine, denaturîndu-le. Proteinele din prima categorie sînt doar adsorbite pe stratul de lipide membranare, numindu-se proteine periferice sau *extrinseci*, în timp ce celalelte pătrund adînc sau chiar

traversează stratul lipidic şi se numesc proteine integrale sau *intrinseci*. Multe dintre proteinele membranare se prezintă ca agregate mari, cu masa de ordinul a 10^5 Da, avînd structură cuaternară. Pe faţa citoplasmică a multor membrane este o reţea de proteine fibrilare ce formează *citoscheletul*, de care sînt ancorate unele proteine integrale. Pe faţa externă a membranelor, atît proteinele cît şi unele lipide prezintă porţiuni oligozaharidice, fiind glicoproteine şi glicolipide. Acestea formează învelişul celular numit *glicocalix*.

Lipidele membranare pot fi ori nepolare (neutre), aşa cum este colesterolul, ori polare, aşa cum sînt glicerofosfolipidele şi sfingolipidele. Acestea sînt molecule amfifile, de capătul polar anionic sau amfiionic fiind legate cîte două catene hidrocarburice apolare ale acizilor graşi ce esterifică glicerolul. Cu cît catenele hidrocarbonate sînt mai nesaturate, avînd mai multe duble legături, stratul lipidic este mai fluid, în sensul că modificările de conformaţie spaţială şi mişcările moleculare sînt mai ample.

Observaţia experimentală, că substanţele organice pătrund prin membranele celulare cu o viteză proporţională cu gradul lor de liposolubilitate, a sugerat de mult timp ideea că membranele ar consta dintr-o zonă lipidică cvasi-continuă, iar compararea suprafeţei membranare cu aceea a unui monostrat lipidic (E. Gorter şi F. Grendel, 1925) a arătat că în membrană sînt două straturi lipidice monomoleculare juxtapuse, cu capetele polare spre exterior şi cu catenele hidrocarburice în contact. Ulterior, pentru a se explica permeabilitatea destul de ridicată a membranelor pentru apă şi ioni, s-a presupus că stratul lipidic este străbătut de pori umpluţi cu apă, imaginîndu-se astfel o structură în mozaic, de mici zone hidrofile, împrăştiate pe un fond hidrofob. În prezent, imaginea structurii membranelor biologice este de tipul schematizat în fig. III.9, constînd dintr-o matrice lipidică bimoleculară, traversată de agregate moleculare proteice, care constituie zonele hidrofile. Deoarece toţi

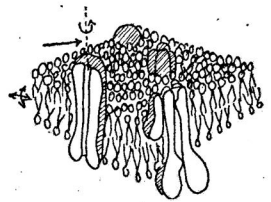


Fig. III.9. Organizarea supramoleculară a membranei plasmatice ca un mozaic de zone proteice hidrofile pe o matrice bimoleculară hidrofobă. Săgeţile sugerează principalele tipuri de mişcări ale componenţilor membranari.

componenții moleculari ai membranei se pot deplasa, chiar în sensul unei difuzii în planul membranei, acest model este denumit: mozaic fluid de proteine globulare într-un dublu strat lipidic. Elaborat după 1970, el se bucură de acceptare unanimă, oferind cadrul conceptual adecvat pentru explicarea atît a funcțiilor de transport, cît și a efectelor produse de diferiți agenți (medicamentoși, patogeni etc.) asupra membranelor.

O caracteristică esențială a membranelor biologice este faptul că ele iau naștere prin autoasamblare, pe baza efectului hidrofob (p. 124), la limita de separație între două medii apoase lipidele formînd, spontan, structuri bimoleculare, pe care proteinele se adsorb, de asemenea spontan, tinzînd să își „ascundă" propriile porțiuni hidrofobe ale moleculei în cadrul stratului hidrocarburic al lipidelor.

Faptul că această dispunere a lipidelor se realizează de la sine, în virtutea tendinței termodinamice a oricărui sistem de a atinge, stări cît mai stabile, a sugerat posibilitatea formării de membrane lipidice artificiale, cu ajutorul cărora să fie studiate proprietățile membranelor naturale și bazele moleculare ale fenomenelor de transport prin acestea. Dacă se depune o picătură de lipide (extrase din membranele naturale), pe un mic orificiu dintr-un perete de plastic inert, scufundat în soluție salină apoasă, stratul de lipide de pe orificiu se subțiază spontan, pînă cînd devine bimolecular. De asemenea, prin agitarea profundă a unei suspensii de lipide în apă, la trecerea ultrasunetelor prin ea, se formează vezicule sferice delimitate de un bistrat lipidic, numite *lipozomi* (Fig. III.10).

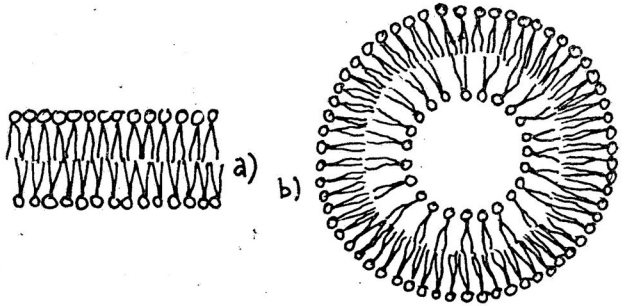


Fig. III.10. Schemă a dispunerii moleculelor lipidice într-un film plan bimolecular (a) și un lipozom sferic (b).

Atît grosimea acestor filme lipidice bimoleculare (aproximativ 75 Å), cît și capacitatea lor electrică (în jur de 1 $\mu F/cm^2$) sînt apropiate de acelea ale membranelor naturale, însă rezistența lor electrică este de un milion de ori mai mare decît rezistența membranelor plasmatice. Însă, dacă în filmul lipidic se includ o serie de extrase proteice, rezistența electrică scade pînă la valori comparabile cu caracteristicile membranelor naturale.

Marea utilitate a acestor modele artificiale de membrane decurge din posibilitatea de verificare obiectivă, în vitro, a funcției de transport, pe care o îndeplinește, în vivo, o anumită componentă ce poate fi extrasă din membranele naturale și inclusă în filme lipidice, precum și din posibilitatea de a studia, la nivel, molecular mecanismul de acțiune al diferitelor medicamente asupra membranelor celulare.

FLUXURI PASIVE ȘI ACTIVE PRIN BIOMEMBRANE

În cele ce urmează, ne vom referi numai la transportul micromoleculelor: apă, ioni anorganici și unități monomerice. Acest transport se realizează fără restructurări de nivel supramolecular ale membranei, depinzînd numai de caracteristicile structurale de permeabilitate ale acesteia și, eventual, de tranziții conformaționale ale componenților moleculari ai membranei. O analiză coerentă a fenomenologiei transportului micromoleculelor poate fi făcută în funcție de cauza nemijlocită a deplasării transmembranare a respectivului tip de moleculă, adică de natura forței care determină fluxul prin membrană al acelei substanțe.

După cum am văzut în Cap. III, existența într-un sistem izoterm a unui gradient spațial de potențial electrochimic al unei anumite substanțe, înseamnă o forță, care poate fi scrisă în cazul transportului după o singură direcție:

$$X_k = -\frac{d\tilde{\mu}_k}{dx} = -\left(\frac{RT}{c_k}\cdot\frac{dc_k}{dx} - z_kF\frac{d\Psi}{dx}\right)$$

Prin definiție, fluxul substanței k înseamnă masa din acea substanță ce trece în unitatea de timp prin unitatea de suprafață:

$$J_k = \frac{1}{S}\frac{dm_k}{dt} = \frac{1}{S}\frac{d(S.l.c_k)}{dt} = c_k\frac{dl}{dt} = c_kv_k,$$

unde l reprezintă distanța parcursă în timpul t de moleculele care migrează, adică $\frac{dl}{dt} = v_k$ este viteza de migrare a acelor molecule.

Într-un mediu fluid, viteza moleculelor este proporțională cu forța care o determină: $v_k = u_k X_k$, factorul de proporționalitate u_k fiind *mobilitatea* moleculelor. Deci fluxul va fi:

$$J_k = - c_k u_k \frac{d\tilde{\mu}_k}{dx}$$

$$J_k = RTu_k \frac{dc_k}{dx} + \frac{c_k z_k F}{RT}\left(-\frac{d\Psi}{dx}\right)$$

Aceasta este *ecuația* lui Planck a *electrodifuziei*, care arată că fluxul unor molecule încărcate electric este determinat atît de gradientul de concentrație, cît și de cîmpul electric (gradientul de potențial electric). În cazul unei difuzii pure, fără influența cîmpului electric:

$$J_k = \frac{1}{S}\frac{dm_k}{dt} = - RTu_k \frac{dc_k}{dx}, \text{ deci:}$$

$$\frac{dm_k}{dt} = - D_k \cdot S \frac{dc_k}{dx},$$

unde: $RTu_k \equiv D_k$, reprezintă *coeficientul de difuzie* al substanței k în mediul fluid considerat. Ecuația de mai sus este numită legea lui Fick a difuziei. Pe baza ei, putem defini *coeficientul de permeabilitate* P_k al unei bariere membranare de grosime x prin care are loc difuzia între două compartimente în care concentrațiile sînt diferite:

$$J_k = - \frac{D_s}{\Delta x} \cdot \Delta c_s = P_s \cdot \Delta c_k$$

În toate ecuațiile fenomenologice (Planck, Fick) de acest tip, semnul (—) arată caracterul disipativ al fluxurilor, prin care gradienții spațiali sînt diminuați pînă la anularea lor. Legea difuziei simple, stabilită mai sus, $J_k = P_k \cdot \Delta c_k$, în care $P_k = \frac{RTu_k}{\Delta x}$, arată clar că mărimea definită drept coeficient de permeabilitate depinde atît de natura moleculei permeante, cît și de caracteristicile membranei și de temperatură.

Pe baza ecuației lui Planck, biofizicianul danez H. H. Ussing a stabilit o relație în care apar numai mărimi ușor accesibile experimental, așa cum sînt fluxurile unidirecționale $J_k^{i \to e}$ și $J_k^{e \to i}$ între cele

două compartimente (i) și (e) separate de membrană și diferența de potențial $\Psi^i - \Psi^e$ între acestea. Dacă cele două fluxuri respectă relația:

$$\frac{J_k^{i \to e}}{J_k^{e \to i}} = \frac{a_k^i}{a_k^e} = \frac{c_k^i}{c_k^e} \cdot \exp \frac{z_k F}{RT}(\Psi^i - \Psi^e),$$ înseamnă că sînt determinate exclusiv de gradienții electrochimici și sînt numite fluxuri *pasive*. Dacă raportul fluxurilor unidirecționale, determinate experimental cu ajutorul izotopilor radioactivi, nu coincide cu valoarea calculată prin ecuația lui Ussing, înseamnă că acele fluxuri nu sînt produse exclusiv de gradienții electrochimici, ci sînt cuplate cu reacții chimice donoare de energie liberă.

Termenii: *flux „activ"* și *„pasiv"* desemnează deci fie implicarea directă a metabolismului celular pentru vehicularea unor molecule în sens contrar tendinței fizice spontane de egalizare a concentrațiilor (*transportul activ*), fie desfășurarea fluxurilor în sensul acestei tendințe (*transportul pasiv*).

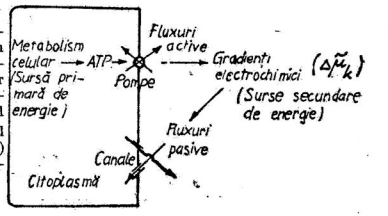


Fig. III.11. Fluxurile transmembranare de substanțe în sensul antientropic (ascendent) al stabilirii unor gradienți de concentrație și de potențial electric ($\Delta\tilde{\mu}_k$) și în sensul entropic (descendent) al disipării acestor gradienți.

Tot din punct de vedere fenomenologic, transportul micromoleculelor poate fi *uniport*, atunci cînd are loc trecerea prin membrană a unui singur tip de molecule și co-transport, atunci cînd două fluxuri diferite sînt cuplate, avînd loc prin același domeniu specializat al membranei. Co-transportul poate fi în sensuri contrare (antiport), sau în același sens (simport) (fig. III.12).

Trecînd de la aspectele pur fenomenologice către înțelegerea mecanismelor prin care are loc la nivel molecular transportul pasiv al micromoleculelor prin membrane, o primă indicație este dată de dependența fluxului transmembranar de gradientul de concentrație (Fig. III.13). Pentru unele substanțe fluxul (J) crește aproximativ proporțional cu gradientul de concentrație (Δc), conform cu legea

lui Fick, saturația căii de transport producîndu-se numai la valori foarte mari ale Δc, în timp ce pentru altele, fluxul ajunge mult mai repede la o valoare maximă J_{max}, ce nu mai poate fi depășită, oricît ar crește Δc. În primul caz avem a face cu *difuzia simplă* a mole-

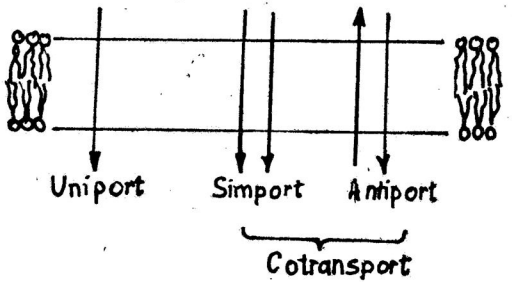


Fig. III.12. Transportul unei singure specii moleculare (uniport), sau a cite două tipuri de molecule (contrasport) prin membrane.

culelor care traversează membrana fie direct prin dizolvare în stratul lipidic, fie prin porțiuni hidrofile cu rol de canale.

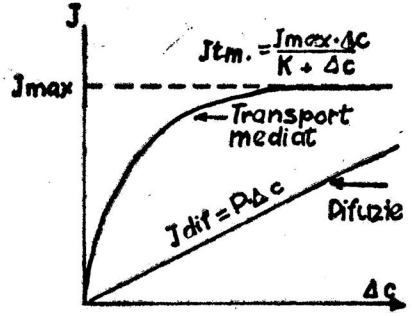


Fig. III.13. Dependența fluxului de gradientul de concentrație, în cazul difuziei simple și a transportului mediat.

Moleculele hidrofobe și cele amfifile pot trece prin stratul lipidic bimolecular hidrofob, așa intrînd în citoplasmă hormonii steroizi, alcoolii și acizii grași. Însă, pentru trecerea microionilor anorganici (H^+, Na^+, K^+, Ca^{2+}, Cl^-, HCO_3^- etc.), bistratul lipidic membranar prezintă o barieră energetică enormă, de ordinul a 50 kcal/mol, astfel încît pentru circulația acestora prin membrană — necesară multor procese de reglare celulară și de semnalizare intercelulară — sînt necesare structuri membranare hidrofile specializate: *canalele ionice*. Acestea sînt proteine integrale care traversează bistratul lipidic și au în centrul lor un „por" de dimensiuni moleculare (10^{-10}m) ce constituie un micro-domeniu hidrofil prin care ionul poate trece, „împins" de gradientul său electrochimic. Din punct de vedere termodinamic, canalele ionice sînt deci disipatori ai energiei libere pe care metabolismul celular o stochează (prin transport activ antientropic) sub forma unor gradienți de concentrație și de potențial electric.

Unele canale ionice se comportă ca niște „imperfecțiuni" sau străpungeri locale ale stratului impermeant hidrofob, avînd o conductanță constantă în timp și o permeabilitate specifică pentru fiecare tip de ioni. Astfel de canale, care nu suferă tranziții de conductanță, se găsesc în membranele majorității celulelor contribuind prin permeabilitățile specifice pe care le conferă acestora, la apariția potențialului de repaus celular.

Alte canale ionice au două stări diferite de conductanță, putîndu-se găsi într-o conformație „de repaus" (închisă), sau într-o conformație „de activitate" (deschisă). Dacă sînt strict selective, în starea de activitate permit trecerea unui singur tip de ioni, dar unele canale permit trecerea simultană a mai multor tipuri de ioni. Canalele ionice cu conductanță variabilă sînt prezente mai ales în celulele excitabile, deschiderea lor fiind comandată sau de variații ale potențialului electric transmembranar, sau de legarea unor molecule cu rol de mesageri chimici. Canalele ionice comandate electric sînt implicate în propagarea potențialului de acțiune într-o aceeași celulă excitabilă, de exemplu în axoni sau în fibrele musculare, iar canalele comandate chimic sînt implicate în transmiterea intercelulară a excitației și în funcționarea unor celule receptoare specializate.

În afară de difuzia simplă a micromoleculelor, fie prin dizolvarea în stratul lipidic, fie prin traversarea canalelor, un alt tip de permeație pasivă se realizează prin legarea reversibilă de un component al membranei care mediază („facilitează") trecerea prin stratul hidrofob. Și în acest caz, forța care determină transportul este tot gradientul de concentrație, fără să fie necesar un aport direct

de energie metabolică, dar saturarea mai rapidă a componenților cu rol de transportori față de aceea a canalelor, face ca cinetica transportului mediat să difere de aceea a difuziei simple (Fig. III.13). În majoritatea celulelor animale există sistemul de difuzie mediată a glucozei și prin același mecanism intră în celule fructoza și unii aminoacizi (în intestinul subțire și în ficat).

Distincția între difuzia simplă și difuzia mediată a devenit clară în special prin studiul *ionoforilor*, antibiotice de origină bacteriană, cu mase relativ mici (1 kDa) care facilitează permeația cationilor anorganici prin membranele biologice și artificiale. Unii ionofori se comportă ca *transportori mobili*, realizînd fie un transport uniport electrogenic (de exemplu transportul K^+ sau Rb^+ de către valinomicină), fie un transport antiport electroneutru (de exemplu transportul în sensuri contrare al K^+ și H^+ de către nigericină) în timp ce alți ionofori formează canale prin care pot trece într-o anumită ordine de selectivitate diferiți ioni. De exemplu gramicidina A se agregă spontan în filmele lipidice ca un tetramer helicoidal în centrul căruia este un por cu diametrul de 4 Å prin care pot trece H^+, Na^+, K^+, Rb^+. Transportorii de tipul valinomicinei, care realizează o difuzie mediată, pot vehicula numai cîte $\sim 10^4$ ioni/s, în timp ce prin canale pot trece cîte $\sim 10^7$ ioni/s, această deosebire explicînd saturarea mult mai rapidă a transportului mediat.

Pentru toate celulele vii sînt de cea mai mare importanță a) asigurarea unei compoziții ionice a citoplasmei diferită de aceea a fluidului ambiant și b) acumularea selectivă în citoplasmă a unor precursori metabolici (ca aminoacizii și monozaharidele) în mai mare măsură decît ar permite-o echilibrul de difuzie. Aceste cerințe nu se pot realiza prin transport pasiv, ci numai pe baza transportului activ primar (pentru a)) și secundar (pentru b)).

TRANSPORTUL ACTIV DE IONI PRIN MEMBRANELE CELULARE

Fluxurile de ioni în sens contrar gradienților de concentrație sînt foarte evidente în celulele acelor organe implicate în producerea de fluide cu compoziție ionică diferită față de a plasmei sangvine, așa cum sînt rinichii pentru mamifere, pielea și vezica urinară la amfibieni și, în general, orice organ excretor, precum și în celulele producătoare de acid clorhidric din mucoasa gastrică, în epiteliul din urechea internă care secretă endolimfa etc. Însă, transportul activ de ioni este efectuat de membrana oricărei celule vii, exemplul cel mai general fiind scoaterea ionilor de sodiu și reintroducerea în citoplasmă a ionilor de potasiu de către „pompa" membranară de

sodiu și potasiu (adesea, denumită prescurtat „pompa de sodiu"), a cărei funcționare este ilustrată în fig. III.14. Desigur că o reprezentare de acel tip, ca un angrenaj mecanic, nu are nici o asemănare cu structura reală a sistemului molecular implicat în translocarea ioni-

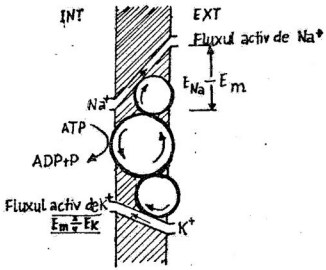


Fig. III.14. Reprezentare a pompei de sodiu și potasiu din membranele celulare, ilustrînd cuplajul între transportul antientropic al ionilor și hidroliza ATP. Pentru ambele tipuri de ioni sînt indicate diferențele de potențial electrochimic în contra cărora se efectuează transportul activ.

lor, ci are numai rolul de a sugera efectul de transport în contra gradienților electrochimici. Astfel, necesitatea alimentării continue a pompei cu „combustibilul" care îi este direct necesar, ATP-ul, explică de ce factorii care inhibă furnizarea de către metabolism a acestuia, deprimă și funcția de transport activ. Într-adevăr, lipsa fie de oxigen, fie de substraturi și, în măsură mult mai evidentă, inhibitorii metabolici generali (substanțe care împiedică formarea de ATP în mitocondrii, cu toate că procesele oxidative au loc) determină scăderea intensității transportului activ, pînă la completa sa blocare.

Pentru studierea transportului activ este de mare utilitate faptul că unele substanțe, în primul rînd glicozidul uabaină, blochează în mod selectiv pompa ionică, fără să afecteze nici producerea de ATP și nici utilizarea acestuia în cadrul altor funcții celulare. Afinitatea specifică a pompei de sodiu pentru uabaină a permis estimarea distribuției pe suprafața membranei a locurilor de pompaj, precum și a numărului de ioni de sodiu și de potasiu ce sînt vehiculați pentru fiecare moleculă de ATP hidrolizat. Pentru diferite tipuri de celule animale, pe 1 μm^2 de suprafață membranară, sînt cîteva sute de locuri de pompaj al ionilor, iar fiecare pompă transferă cîteva zeci de ioni pe secundă. Se remarcă faptul că, prin canalele ionice prin care este o simplă curgere în sensul gradienților electrochimici, ionii

trec cu o viteză mult mai mare decît aceea cu care pot fi transportați activ, dar — corespunzător cu aceasta — densitatea locurilor de pompaj este mai mare decît a canalelor.

Stoichiometria pompei de sodiu poate fi exprimată prin reacția:

$$3Na_i^+ + 2K_e^+ + ATP_i \rightarrow 3Na_e^+ + 2K_i^+ + ADP_i + P_i,$$

în care indicii (i) și (e) exprimă compartimentul intern (citoplasma) și cel extern. Raportul 3/2 dintre numărul de ioni de sodiu scoși și de potasiu introduși în citoplasmă arată caracterul electrogen al pompei de sodiu, care determină o acumulare de sarcini electrice pozitive în afara citoplasmei.

La nivel molecular, pompa de sodiu este un ansamblu de macromolecule proteice capabil să hidrolizeze ATP-ul și să utilizeze energia eliberată pentru transferul antientropic al ionilor, deci este o ATP-ază de transport a sodiului și potasiului, notată: $(Na^+ + K^+)$ ATP-ază. Activitatea acestei enzime este blocată de uabaină și activată de ionii de sodiu din citoplasmă și de ionii de potasiu din exterior.

În afară de $(Na^+ + K^+)$ ATP-ază, în membranele celulelor animale există numai două alte tipuri de ATP-aze de transport:

a) Ca^{2+}-ATP-aze, care efectuează transportul activ al ionilor de calciu, catalizînd reacția:

$$2Ca_i^{2+} + ATP_i \rightarrow 2Ca_e^{2+} + ADP_i + P_i$$

b) $(H^+ + K^+)$ ATP-aza, care catalizează reacția de transfer activ al protonului și al potasiului, cuplat cu hidroliza ATP-ului:

$$nK_e^+ + nH_i^+ + ATP_i \rightarrow nK_i^+ + nH_e^+ + ADP_i + P_i$$

Orice alt flux de substanțe contra gradienților de concentrație este cuplat cu disiparea gradientului de sodiu creat de către $(Na^+ + K^+)$ ATP-ază, astfel încît, atunci cînd se analizează transportul activ în general, se subînțelege referirea la pompa de sodiu.

S-a reușit extracția și purificarea $(Na^+ + K^+)$ ATP-azei, urmată de reincluderea în membrane lipidice artificiale, putîndu-se astfel studia structura moleculară a pompei de sodiu. Așa cum este schematizată în Fig. III.15, ATP-aza de transport a sodiului și potasiului este un ansamblu tetrameric, constînd din cîte două subunități mai mari, cu masa moleculară în jur de 120.000 și două subunități mai mici (masa moleculară în jur de 55.000), care sînt glicoproteine. Pe una dintre subunitățile mari este locul catalitic pentru hidroliza ATP-ului, iar între cele două subunități mari este zona hidrofilă prin care sînt vehiculați ionii. Deși, după cum se vede, dispunem

de o imagine suficient de detaliată a structurii ansamblului molecular care efectuează translocarea ionilor în sens contrar gradienților electrochimici, referitor la mecanismul acestei translocări sînt încă numai ipoteze, ce încearcă să explice legarea cu mai mare afinitate a fiecăruia dintre cele două tipuri de ioni pe acea față a membranei unde sînt în concentrație mai mică și desfacerea complexului, pe fața unde sînt mai abundenți.

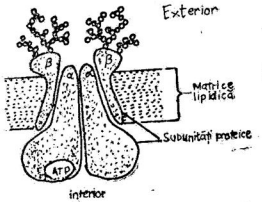


Fig. III.15. Reprezentarea figurativă a agregatului proteic cu rol de ATP-ază de transport a sodiului și potasiului din membranele celulare.

Importanța cu totul deosebită pentru celule a transportului activ al sodiului și potasiului constă în crearea unor gradienți de concentrație care funcționează ca sursă directă de energie pentru transportul antientropic al altor substanțe. Astfel, prin cotransport cu sodiul, (care intră în citoplasmă disipîndu-și gradientul de concentrație, în aceasta se pot acumula atît aminoacizi, cît și glucoză. Acest tip de transport activ secundar este foarte evident în celulele epiteliale din intestinul subțire și din tubulii renali. Bilanțul fluxurilor în celulele epiteliului intestinal, reprezentat în Fig. III.16, arată că aproximativ 70% din fluxul de Na^+ în citoplasmă antrenează simportul activ al aminoacizilor și al glucozei.

O ilustrare a rolului major pe care îl îndeplinește pompa de sodiu și potasiu din membrana plasmatică a tuturor celulelor este și faptul că peste o treime din toată cantitatea de ATP sintetizat într-un organism animal în repaus este hidrolizat de către $(Na^+ + K^+)$ ATP-ază. Altfel spus, aceasta înseamnă că peste o treime din intensitatea metabolismului bazal servește nemijlocit la asigurarea compoziției ionice a citoplasmei.

În ansamblu, este de reținut faptul că metabolismul celular impune existența unor permanente intrări și ieșiri de substanțe prin membranele celulare. Structura acestora este specializată pentru a realiza schimburile direcționate de substanțe, conforme cu necesitățile metabolice. La realizarea acestor schimburi concură

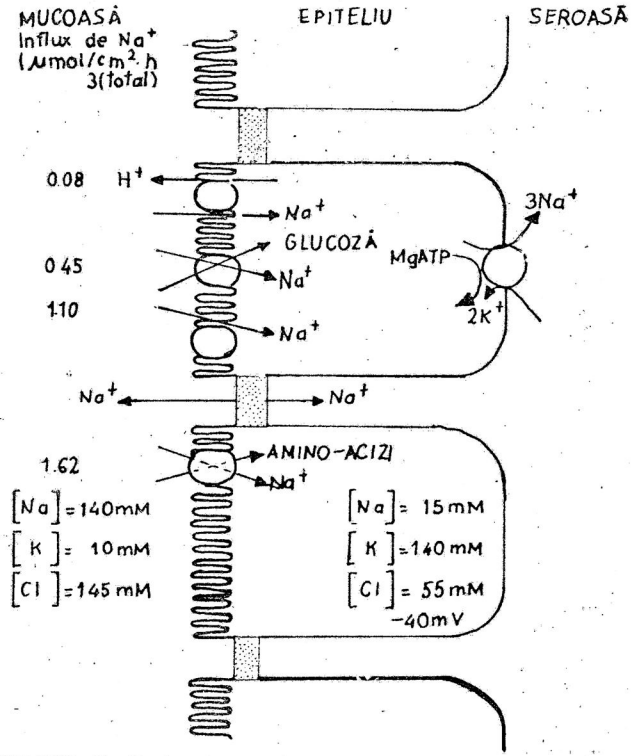


Fig. III.16. Tipurile și amplasarea principalelor sisteme de transport în celulele epiteliale. Pompele de sodiu și potasiu sînt localizate predominant pe membranele bazolaterale, spre fața internă (seroasă) a epiteliului, iar căile de difuzie pasivă în citoplasmă a Na^+, de simport al sodiului cu glucoza și cu aminoacizii și de antiport cu H^+ sînt pe membranele apicale, situate pe fața externă (mucoasă).

atît fenomenele de difuzie simplă, prin matricea lipidică sau prin pori apoși, cît și difuzia facilitată de transportori membranari și transportul activ antientropic. Pentru fiecare dintre modalitățile de permeație prin membrană există structuri moleculare specializate, canalele hidrofile, transportorii și ATP-azele de transport. Sursa de energie pentru toate fenomenele de transport celular este de origine chimică, metabolică, dar cuplajul cu transportul este direct numai în cazul transportului activ primar, în celelalte cazuri fiind prin intermediul gradienților de potențial electrochimic, care acționează ca un rezervor intermediar de energie.

Modificarea membranelor și a fenomenelor de transport constituie cea mai plauzibilă explicație a diminuării disponibilităților energetice ale organismelor senescente. Faptul că, pe măsura îmbătrînirii, toate animalele devin mai puțin active, este o constatare evidentă și generală, dar înțelegerea mecanismelor prin care se ajunge la aceasta nu este însă deloc imediată.

Un aspect esențial al acestei probleme este diminuarea sintezei de ATP în mitocondriile organismelor bătrîne, ca urmare a modificărilor apărute în compoziția și în proprietățile de permeabilitate ale membranelor mitocondriale interne. Cercetări recente au arătat că activitatea diferitor sisteme de transport din mitocondrii diminuează cu pînă la 40% pe măsura îmbătrînirii. Este vorba în special de acele funcții de transport catalizate de proteine ce sînt asociate intim cu lipidele membranare, așa cum este cazul ATP-azei mitocondriale. Observația fundamentală este aceea că lipidele membranei mitocondriale interne suferă un proces de peroxidare, adică de formare în molecule a unor duble legături care le reduc flexibilitatea. Ca urmare a acestei schimbări, fluiditatea membranei este diminuată și tranzițiile conformaționale ale proteinelor, care efectuează transportul, sînt parțial împiedicate.

III.3. CONVERSIA CHEMO-ELECTRICĂ DE ENERGIE ÎN MEMBRANELE CELULARE

Deoarece energia liberă, pe seama căreia se efectuează toate funcțiile celulelor vii, este de origine chimică (stocată în compușii fosfatici macroergici de tipul ATP) și, pe de altă parte, în citoplasma tuturor celulelor, sărurile anorganice și numeroși compuși organici se găsesc hidrolizați sub formă de ioni, toate fenomenele de transport prin biomembrane implică și conversii chemo-electrice de energie. O astfel de conversie a energiei chimice metabolice în energia electrică este foarte evidentă în cazul celulelor excitabile,

care generează curenți electrici tranzitorii ca răspuns la stimuli, dar ea se produce — deși în forme mai puțin spectaculoase — în toate celulele vii, căci toate mențin gradienți constanți de potențiale electrochimice între citoplasmă și exterior.

Pentru ca un ion să fie în echilibru electrochimic între două compartimente, de exemplu interiorul unei celule notat cu (i) și exteriorul ei notat cu (e), trebuie ca potențialele electrochimice să fie aceleași în ambele compartimente, adică:

$$\mu_j^0 + RT \ln a_j^e + z_j F\psi^e = \mu_j^0 + RT \ln a_j^i + z_j F\psi^i$$

Din această condiție rezultă diferența de potențial ce trebuie să existe între două compartimente ($\psi^i - \psi^e$), în care ioni de un anumit tip se găsesc la concentrații diferite, pentru ca acei ioni să fie în echilibru: $E_j = \psi^i - \psi^e = (RT/z_jF) \ln (a_j^e/a_j^i)$. Cu această relație, numită ecuația lui Nernst, se pot calcula valorile potențialelor electrice de echilibru electrochimic E_K, E_{Na}, E_{Cl} ale principalilor microni din citoplasma oricărei celule.

POTENȚIALUL DE REPAUS CELULAR

Întotdeauna cînd un microelectrod, avînd vîrful mai subțire de 1 μm, străbate membrana celulară, pătrunzînd în citoplasmă, între el și un electrod de referință, plasat în soluția externă, este o diferență de potențial, interiorul fiind încărcat negativ față de exterior la cîteva zeci de milivolți. Deoarece această diferență de potențial electric este prezentă la orice celulă vie, fără legătură cu vreun stimul extern, ea se numește potențial de repaus celular, notat PR.

Potențialul de repaus este, în mod foarte evident, legat de metabolismul celular, deoarece toate tratamentele care inhibă metabolismul energetic reduc și PR, pînă la totala sa dispariție. Astfel, lipsa de oxigen, scăderea temperaturii și aplicarea de inhibitori metabolici generali determină reducerea valorii PR.

Dacă se compară potențialele de echilibru electrochimic ale diferiților ioni, calculate pe baza ecuației lui Nernst, cu potențialul de repaus celular, măsurat cu microelectrozi, se constată că potasiul și clorul sînt în condiții apropiate de echilibrul electrochimic, dar sodiul este în condiții foarte îndepărtate de echilibru. De exemplu, într-o fibră musculară de broască, PR este de −99 mV, iar E_K este de −101 mV, potasiul fiind de aproximativ cincizeci de ori mai concentrat în citoplasmă față de fluidul extracelular, dar potențialul electric negativ din interior compensează, practic complet, dezechilibrul de concentrație; sodiul este de zece ori mai concentrat în exterior față de citoplasmă și $E_{Na} = +55$ mV, adică și din punct de vedere al gradientului de concentrație și datorită atracției electrostatice, sodiul tinde să intre în citoplasmă.

Determinările cu izotopi radioactivi au arătat că, deși sodiul pătrunde mereu în citoplasmă, concentrația sa este menținută la valori constante foarte scăzute, datorită mecanismului de pompare activă în exterior. În mod similar, potasiul este reintrodus în mod continuu în citoplasmă, astfel încît starea de repaus a celulelor nu exprimă echilibrul electrochimic al vreunuia dintre ioni, ci o stare staționară de fluxuri constante.

Din punct de vedere al proprietăților electrice, membrana oricărei celule poate fi reprezentată printr-un circuit, în care rezistențele pentru Na^+, K^+ și Cl^- sînt în paralel (Fig. III.17), iar prin fiecare rezistență curentul este determinat de diferența dintre potențialul respectiv de echilibru electrochimic (E_{Na}, E_K și E_{Cl}) și PR. Deci:

$$I_K = G_K(E_K - PR); \; I_{Na} = G_{Na}(E_{Na} - PR); \; I_{Cl} = G_{Cl}(E_{Cl} - PR),$$

unde cu G am notat conductanțele ionice ale membranei ($G_K = 1/R_K$).

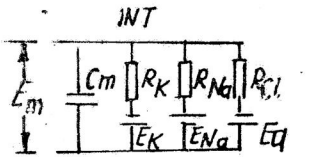


Fig. III.17. Circuitul care corespunde proprietăților electrice ale unei porțiuni de membrană celulară.

Starea staționară este aceea în care curentul electric total prin membrană este zero, căci numai astfel încărcarea electrică, atît a citoplasmei, cît și a exteriorului celulei, nu se modifică în timp. Din condiția: $I_K + I_{Na} + I_{Cl} = 0$, rezultă valoarea potențialului de repaus celular în funcție de potențialele de echilibru electrochimic ale ionilor — adică de distribuția asimetrică de concentrații menținută de metabolism — și de conductanțele ionice — adică de proprietățile de permeabilitate pasivă ale membranei:

$$PR = \frac{G_K E_K + G_{Na} E_{Na} + G_{Cl} E_{Cl}}{G_K + G_{Na} + G_{Cl}}$$

Această ecuație descrie foarte exact datele experimentale și ea arată că diferența de potențial electric între citoplasmă și exterior, exprimînd nivelul energetic ridicat pe care se situează orice celulă vie, rezultă din combinarea fluxurilor disipative cu cele active. Aportul de energie metabolică pentru funcționarea pompelor ionice este exprimat prin prezența, în circuitul echivalent al membranei (Fig. III.17), a elementelor active — bateriile — în timp ce caracteristicile structurale de permeabilitate ale membranei sînt exprimate prin elementele disipative — rezistențele. Din punct de vedere energetic, potențialul de repaus celular arată că în membranele tuturor celulelor se produce o conversie chemoelectrică. Această formă de conversie energetică este tipică și reprezintă funcția specifică a *celulelor excitabile*.

EXCITABILITATEA CELULARĂ

Aparte de iritabilitatea difuză a întregii materii vii, adică de capacitatea oricărei celule de a suferi modificări de amploare și tipuri diferite, atunci cînd asupra ei acționează agenți externi perturbatori, celulele excitabile răspund la anumiți stimuli prin variații tranzitorii și propagabile ale potențialului de membrană. Această proprietate o posedă neuronii, fibrele musculare, celulele senzoriale (neuroni sau celule epiteliale modificate) și, în mai mică măsură, unele celule glandulare, unele celule vegetale (de exemplu, din algele *Nitella*) și unele microorganisme (de exemplu, *Paramoecium*). Reprezentantul tipic al celulelor excitabile este neuronul, unitatea morfofuncțională a sistemului nervos al metazoarelor, care este specializat pentru recepția, prelucrarea și transmiterea informației, vehiculată sub forma unor variații ale potențialului electric transmembranar. Specializarea neuronilor se reflectă în trei aspecte esențiale (Fig. III.18):

forma celulei, constînd dintr-un corp celular (soma sau pericarionul) și prelungiri (dendritele și axonul) ce pot avea lungimea de zeci de centrimetri;

membrana posedă canale ionice pe care le pot deschide fie liganzi chimici (de regulă în porțiunea somato-dendritică), fie variații ale cîmpului electric transmembranar;

contactele intercelulare (sinapsele) cu alți neuroni sau cu celule efectoare sînt organizate așa încît excitația să se transmită în mod eficient.

Orice membrană celulară, care separă citoplasma de mediul extracelular, reprezintă din punct de vedere electric o capacitate cu scurgeri, adică o rezistență R_m și o capacitate C_m dispuse în paralel, prin intermediul cărora se face conexiunea între rezistența externă R_e și cea internă R_i (Fig. III.19). Circuitul echivalent reprezentat în Fig. III.19 este cu constante concentrate, adică R_m și C_m repre-

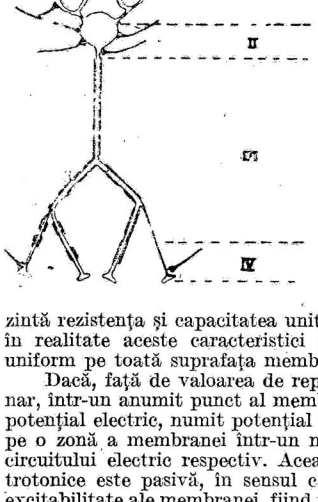


Fig. III.18. Schemă a unui neuron tipic, conținînd patru zone distincte: I — *dendritele*, prin care neuronul primește semnale de la alți neuroni, cu care are sinapse; II — *soma neuronală* sau *pericarionul*, în care sînt nucleul celular și echipamentul biochimic de sinteză a mediatorilor chimici; III — *axonul*, fie mielinizat, fie fără tecile de mielină, a cărui membrană este specializată pentru propagarea semnalelor electrice; IV — *butonii terminali*, a căror membrană este specializată pentru eliberarea meditatorilor chimici.

zintă rezistența și capacitatea unității de lungime a axonului, deși în realitate aceste caracteristici electrice sînt distribuite în mod uniform pe toată suprafața membranei axonale.

Dacă, față de valoarea de repaus a potențialului transmembranar, într-un anumit punct al membranei este aplicată o diferență de potențial electric, numit potențial electrotonic, acesta se va propaga pe o zonă a membranei într-un mod determinat de caracteristicile circuitului electric respectiv. Această propagare a semnalelor electrotonice este pasivă, în sensul că nu depinde de proprietățile de excitabilitate ale membranei, fiind proprie tuturor celulelor, nu numai celor excitabile. În mod evident însă, această problemă este importantă pentru axoni, căci propagarea influxului nervos implică drept o etapă preliminară, înaintea declanșării excitației, transmiterea de tip electrotonic a variațiilor de potențial electric membranar.

Analiza propagării electrotonice pasive a variațiilor de potențial prin membrana axonală reprezintă transpunerea specifică, pentru această problemă fiziologică, a teoriei lui Kelvin a transmiterii semnalelor electrice printr-un cablu telegrafic submarin, prin a cărui izolație există scurgeri. Principala concluzie a acestei analize este

că membrana oricărei celule propagă pasiv variațiile de potențial, astfel încît într-un anumit punct de pe membrană se pot însuma perturbațiile provenind din diferite puncte de pe suprafața celulei. Proprietățile de cablu ale neuronilor constituie deci baza biofizică a

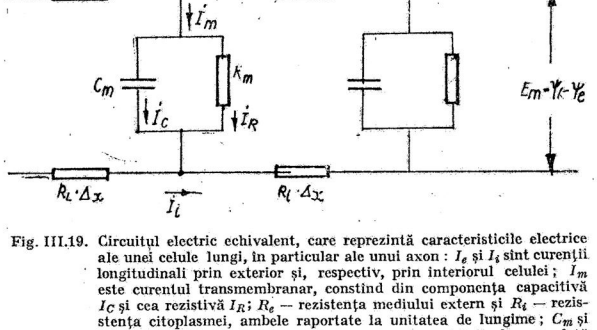


Fig. III.19. Circuitul electric echivalent, care reprezintă caracteristicile electrice ale unei celule lungi, în particular ale unui axon: I_e și I_i sînt curenții longitudinali prin exterior și, respectiv, prin interiorul celulei; I_m este curentul transmembranar, constînd din componența capacitivă I_C și cea rezistivă I_R; R_e — rezistența mediului extern și R_i — rezistența citoplasmei, ambele raportate la unitatea de lungime; C_m și R_m sînt capacitatea și, respectiv, rezistența unității de suprafață membranară; E_m este diferența de potențial între interiorul (ψ_i) și exteriorul (ψ_e) celulei.

proceselor integrative de sumație spațială a semnalelor electrice, procese esențiale pentru prelucrarea informației în sistemul nervos central. Pe de altă parte însă, conducerea de tip pasiv este o modalitate total neadecvată pentru propagarea semnalelor electrice la distanțe mari, deoarece amplitudinea semnalului scade rapid cu distanța, scăderea fiind cu atît mai rapidă cu cît diametrul axonului este mai mic.

Propagarea cu decrement a semnalelor electrice datorită numai proprietăților electrice pasive ale oricăror membrane celulare este completată în cazul celulelor excitabile de un mecanism activ prin care orice semnal electric, care depășește pragul de excitație, declanșează o variație specifică a permeabilităților ionice ale membranei, care face ca în fiecare punct al membranei variația de potențial transmembranar să atingă valoarea de vîrf a potențialului de acțiune.

Rezultatul este o propagare regerativă a semnalului electric, fără decrement cu distanța.

În Fig. III.20 sînt schematizate un potențial local, produs de o depolarizare subliminară și un potențial de acțiune complet al unei fibre nervoase nemielinizate. Se vede că prima fază a potențialului de acțiune este tot un potențial de tip local, numit *prepotențial*. Potențialul de vîrf, care survine după acesta, este o variație amplă și rapidă a potențialului transmembranar, de la valoarea negativă a interiorului fibrei față de exterior, pînă la o valoare pozitivă de cîteva zeci de milivolți. Potențialul de vîrf prezintă două caracteristici distinctive de bază:

1) decurge după legea *„totul sau nimic"*, adică orice stimul care depășește valoarea de prag dă naștere aceluiași răspuns, amplitudinea potențialului de vîrf fiind o caracteristică a respectivei fibre nervoase și nedepinzînd de mărimea stimulului, cu condiția ca acesta să depășească valoarea de prag (care este și ea o caracteristică a fibrei);

2) propagarea de-a lungul axonului este fără decrement, căci ea decurge în mod regnerativ, în fiecare loc de pe fibra nemielinizată (iar în cele mielinizate în fiecare nod Ranvier) declanșîndu-se răspunsul activ al membranei excitabile.

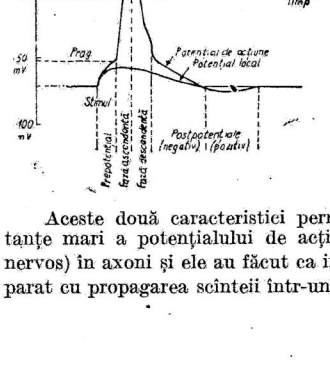


Fig. III.20. Evoluția în timp a potențialului transmembranar E_m, ca urmare a aplicării unui stimul subliminar, care produce numai un *potențial local* și a unui stimul supraliminar, care declanșează un potențial de acțiune, de exemplu în axonul gigant de sepie.

Aceste două caracteristici permit propagarea eficientă la distanțe mari a potențialului de acțiune („influxul" sau „impulsul" nervos) în axoni și ele au făcut ca influxul nervos să fie uneori comparat cu propagarea scînteii într-un fitil cu praf de pușcă.

Natura procesului regenerativ prin care o anumită depolarizare a membranei este amplificată a fost înțeleasă (în linii mari) după ce biofizicienii britanici A. L. Hodgkin și A. F. Huxley au arătat (în 1952) modul în care depinde conductanța pentru sodiu a membranei de potențialul transmembranar. La valoarea normală a potențialului de repaus, această conductanță este foarte scăzută, dar ea crește cînd se produce o depolarizare. Ca urmare, ionii Na intră din exterior în axoplasmă accentuînd depolarizarea, deoarece fac ca interiorul fibrei să fie mai puțin negativ față de exterior. Accentuarea depolarizării mărește în continuare conductanța pentru sodiu, procesul tinzînd să continue pînă cînd interiorul fibrei ar deveni încărcat pozitiv pînă la o valoare a potențialului care să anuleze efectul gradientului de concentrație, adică pînă la valoarea potențialului de echilibru electrochimic al sodiului (în jur de $+50$ mV în interior față de exterior). În realitate, această valoare nu este atinsă, deoarece creșterea conductanței pentru sodiu este un proces tranzitoriu scurt, urmat de o creștere a conductanței membranei pentru potasiu, ceea ce face ca aceasta să iasă din axoplasmă în exterior, compensînd din punct de vedere electric intrarea sodiului și readucînd sistemul în condițiile de repaus.

Hodgkin și Huxley au elaborat o descriere detaliată a variației conductanțelor ionice ale membranei în timpul excitației și implicit a curenților ionici și a potențialelor de membrană, reprezentînd membrana axonului gigant printr-un circuit echivalent în cadrul căruia conductanțele membranei pentru sodiu și potasiu nu sînt constante, ci variază în funcție de valoarea instantanee a potențialului transmembranar.

Atunci cînd într-o zonă a unei celule excitabile se manifestă potențialul de acțiune, în acel loc se produce o inversare de polaritate, exteriorul devenind negativ față de interior. Datorită acestei schimbări de polaritate, între zona activă și zonele învecinate ale fibrei iau naștere curenți electrici locali (Fig. III.21 a) care depolarizează membrana axonală în porțiunile adiacente zonei active, acționînd ca stimul de declanșare a excitației și în aceste zone. În fibrele nervoase nemielinizate, impulsul se propagă deci în mod recurent, din aproape în aproape, prin curenți electrici locali ce traversează întreaga suprafață a membranei axonale și se închid prin axoplasmă și prin lichidul interstițial, circulînd în exterior dinspre regiunile în repaus către porțiunea activă a fibrei, iar prin axoplasmă în sens invers.

Fibrele nervoase mielinizate, au o structură net diferită față de cele nemielinizate, suprafața lor fiind acoperită cu o teacă de mielină groasă de aproximativ 2 μm (diametrul propriu-zis al fibrei fiind de

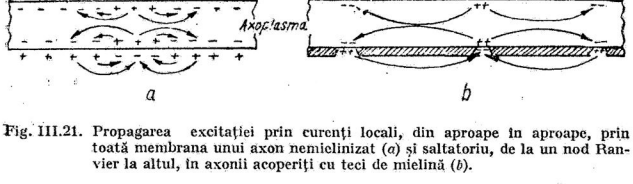


Fig. III.21. Propagarea excitației prin curenți locali, din aproape în aproape, prin toată membrana unui axon nemielinizat (*a*) și saltatoriu, de la un nod Ranvier la altul, în axonii acoperiți cu teci de mielină (*b*).

ordinul a 10 μm) care izolează axonul de lichidul extracelular, contactul fiind numai la nodurile Ranvier, unde teaca de mielină se întrerupe. Teaca de mielină constă din aproximativ 200 de membrane celulare suprapuse, provenind din răsucirea unei celule Schwann în jurul axonului. Datorită compoziției sale lipidice, mielina acționează ca un izolator electric, așa încît prin toată porțiunea acoperită cu mielină (internodul), lungă de 1—2 mm, curenții nu pot traversa membrana axonală, ei putînd trece numai prin zona nodului, ce are o lărgime de pînă la 1 μm.

În cazul fibrelor mielinizate, curenții locali nu mai traversează toată suprafața membranei axonale ci „sar" de la un nod Ranvier la altul, închizîndu-se prin axoplasmă și lichidul extracelular (Fig. III. 21 b). De fapt, între fibră și teaca de mielină este un spațiu larg de 100 Å, dar rezistența sa electrică este atît de mare față de exterior, încît derivația de curent prin acest spațiu este neglijabilă. Dintre cele mai evidente dovezi ale conducerii saltatorii a impulsului nervos, menționăm faptul că narcotizarea nodului blochează propagarea excitației, ca și demonstrarea traversării membranei axonale de către curent numai în zona nodului.

Referitor la sensul de propagare ale excitației, se observă că, atît în axonii nemielinizați cît și în cei mielinizați, conducerea impulsului are loc bidirecțional, atît ortodromic (de la dentrite către butonii sinaptici ai axonului) cît și antidromic. Unidirecționalitatea fiziologică de propagare exclusiv ortodromică este asigurată de sinapse, care funcționează ca „valve" ce asigură sensul unic de circulație a influxului nervos.

Între momentul aplicării unui stimul pe fibra nervoasă și acela al apariției potențialului de acțiune la o anumită distanță față de locul stimulării, este un interval de latență, proporțional cu distanța dintre cele două puncte. În mod evident, latența L reprezintă timpul necesar pentru propagarea excitației pe distanța 1 dintre locul de

stimulare și cel de culegere, pe baza cunoașterii acestora putîndu-se calcula viteza de propagare:

$$\emptyset = \frac{1}{L}$$

În mod experimental s-a constatat, iar pe baza circuitelor electrice echivalente ale membranei axonale se poate demonstra, că viteza de conducere variază în funcție de diametrul fibrei (D), pentru fibrele nemielinizate $\emptyset \sim \sqrt{D}$, iar pentru cele mielinizate $\theta \sim D$. Deci, pentru o aceeași valoare a diametrului, viteza de propagare a excitației este mult mai mare în fibrele mielinizate față de fibrele nemielinizate. Mielinizarea, specifică vertebratelor, este o achiziție evolutivă de mare importanță, ea permițînd transmiterea rapidă a unei mari cantități de informație în condițiile utilizării unei cantități reduse de țesut nervos pentru conducerea impulsului (majoritatea țesutului nervos fiind în centrii unde are loc prelucrarea informației). Astfel, la o aceeași viteză de conducere, o fibră mielinizată de broască are un diametru de 60 ori mai mic decît al axonului gigant de calmar, avînd pentru aceeași lungime, un volum de 3600 ori mai mic. Viteza de conducere a impulsului nervos este puternic influențată de variațiile de temperatură, de regulă triplîndu-se pentru o creștere cu 10° a temperaturii, evident în domeniul fiziologic.

CONSUMUL DE ENERGIE PENTRU PROPAGAREA INFLUXULUI NERVOS

Din prezentarea anterioară rezultă că producerea unui potențial de acțiune reprezintă o trecere rapidă a unei părți din energia liberă, stocată în gradienții electrochimici transmembranari, în energia de tip cinetic a semnalului electric rezultat, energie care — în final — se degradează sub formă de căldură.

Metabolismul energetic al neuronilor este similar, din punct de vedere biochimic, cu al altor celule. Substratul utilizat în mod obișnuit este glucoza, al cărei consum este puternic crescut ca urmare a stimulării electrice. În condiții anaerobe, metabolismul fermentativ nu poate furniza decît 20% din necesarul normal de ATP, astfel încît excitabilitatea scade treptat. Însă rezervele de substraturi metabolice ale unui nerv izolat sînt suficiente pentru producerea unui număr foarte mare (de ordinul milioanelor) de potențiale de acțiune. Ca urmare a stimulării unui nerv, consumul său de oxigen crește, de exemplu cu $1{,}2 \times 10^{-9}$ mol O_2/g țesut, în nervul vag de iepure.

Un nerv stimulat degajă un surplus de căldură față de starea de repaus. Aceasta este *căldura de activitate*, ce constă dintr-o componentă care exprimă direct procesele disipative din timpul potențialului de acțiune și o altă componentă care reflectă intensificarea activității pompelor de sodiu și potasiu care refac gradienții electrochimici, după ce aceștia au fost parțial disipați prin producerea potențialului de acțiune.

Intensitatea disipării de energie prin fluxurile pasive din starea de repaus este:

$$\Phi^{(R)} = \sum_k J_k^{(R)} \cdot \Delta\mu_k^{(R)} = \sum J_k^{(R)} \cdot Z_k F(E_m^{(R)} - E_k)$$

unde indicele inferior desemnează diferitele tipuri de ioni care traversează membrana, iar indicele superior R desemnează valorile caracteristice stării de repaus. (R) este aproximativ 18 W/g țesut pentru nervul sciatic de broască și 10 W/g țesut pentru axonul gigant de calmar. Comparînd aceste valori cu metabolismul energetic total al respectivilor nervi, rezultă că în ambele cazuri, aproximativ 20% din energia furnizată de metabolismul oxidativ este disipată prin fluxurile ionice pasive sau, altfel spus, este necesară funcționarii pompelor ionice. Aceste estimări sînt confirmate de faptul că uabaina — blocantul specific al $(Na^+ + K^+)$ ATP-azei — scade cu 20% consumul de oxigen al nervilor nestimulați.

Disiparea de energie prin fluxurile de Na^+ și K^+ din timpul potențialului de acțiune, în exces față de $\Phi^{(R)}$ este:

$$\Phi - \bar{\Phi}^{(R)} = \sum_K J_K \cdot Z_K F(E_m - E_K) - \Phi^{(R)} = \sum_K G_K (E_m^2 - E_K)^2 - \Phi'^{(R)},$$

unde G_K sînt conductanțele ionice ale membranei axonale, variabile, ca și E_m, în cursul potențialului de acțiune.

Dacă însumăm energia disipată de fluxuri ionice, cu schimburile de energie asociate cu variația de încărcare a capacității membranei și cu variațiile de energie asociate cu tranzițiile conformaționale ale canalelor ionice, și apoi integrăm pe toată durata potențialului de acțiune, obținem disiparea de energie în cursul propagării impulsului nervos. Acest gen de calcule a dus la o bună concordanță cu măsurătorile experimentale ale căldurii de activitate a nervului, putîndu-se astfel descrie în termeni termodinamici fenomenul biofizic fundamental pe care este bazată circulația informației în sistemul nervos.

Propagarea potențialului de acțiune reprezintă însă doar cel mai simplu aspect al funcționării sistemului nervos, căci în aceasta

sînt implicate și ample procese biochimice de menținere a structurilor și de sinteză a moleculelor prin care se transmite excitația de la un neuron la altul. Importanța acestor procese de sinteză, pe care se bazează *prelucrarea* informației în sistemul nervos central, este ilustrată de metabolismul energetic al centrilor nervoși, în care se petrec aceste procese. Acesta este de peste 7 ori mai intens decît metabolismul fibrelor nervoase, al căror rol este doar de a *propaga* semnalele.

În ansamblu, sistemul nervos central este un mare utilizator de energie metabolică. Astfel, creierul omenesc reprezintă numai ≈2% din greutatea corporală, dar el utilizează aproximativ 20% din consumul total de oxigen al organismului. În cadrul creierului, materia cenușie (care conține corpii celulari ai neuronilor cerebrali), are un consum energetic de circa 4 ori mai ridicat decît al substanței albe, formată din fibre ale acestor neuroni.

Consumul de oxigen al creierului este foarte ridicat, chiar aparte de desfășurarea vreunei activități cerebrale, surplusul de energie necesară în cursul celei mai intense activități intelectuale fiind aproape nesemnificativ. Această situație decurge din faptul că, spre deosebire de un mușchi, care se poate afla în repaus, sistemul nervos central este permanent solicitat de către fluxul de informație senzorială și ocupat cu prelucrarea unor date primite anterior, astfel că niciodată nu este în repaus. De aceea, față de nivelul de bază foarte ridicat al consumului energetic al creierului, o activitate intelectuală (ale cărei roade ar putea fi oricît de strălucite!) nu mai solicită decît un surplus energetic minor.

Intensitatea foarte ridicată a metabolismului energetic cerebral face ca, în lipsa oxigenării și a aprovizionării cu substraturi, creierul să se degradeze ireversibil în timp de numai cîteva minute. De aceea, constatarea morții clinice se bazează pe absența undelor din traseele electroencefalografice, în timp ce o serie de țesuturi și chiar organe își păstrează viabilitatea, putînd fi prelevate în vederea transplanturilor.

Pe de altă parte, consumul mare de oxigen al creierului ridică problema apariției unui exces de radicali liberi. Aceștia sînt molecule de tipul peroxizilor, rezultate în urma proceselor oxidative din celule și pe care prezența unui electron neîmperecheat le face atît de reactive, încît moditică diferiți componenți macromoleculari ai celulelor (acizi nucleici, proteine, lipide), denaturîndu-i. Efectului nociv al perozxizilor îi sînt cu precădere atribuite în prezent fenomenele de îmbătrînire, așa putîndu-se explica și faptul că durata de viață a organismelor este cu atît mai ridicată cu cît metabolismul lor este mai lent. Aceleași considerente ar sugera că substanța cenușie din creier este expusă, datorită metabolismului său foarte intens, apariției unei mari cantități de peroxizi. Există însă indicații că activitatea intensă a celulelor nervoase stimulează și mecanisme de protecție, căci enzimele care anihilează peroxizii (catalaza, superoxid-dismutaza etc.) sînt și ele activate. Spre satisfacția celor înclinați să desfășoare o activitate cerebrală intensă, opinia predominantă în prezent este aceea că aceasta nu antrenează îmbătrînirea creierului, ci o întîrzie.

O CONVERSIE CHEMO-ELECTRICĂ „ȘOCANTĂ"

Încheind aceste considerații, subliniem faptul că, prin activitatea bioelectrică a țesuturilor excitabile, la nivelul membranelor celulare au loc conversii chemo-electrice de energie pe baza cărora funcționează ampla rețea de transmitere și prelucrare de informație reprezentată de sistemul nervos al oricărui organism. În afară de generarea semnalelor purtătoare de informație în sistemul nervos, semnale a căror energie electrică este mică (după cum și energia curenților utilizați în telefonie este infimă, față de consumurile de alte tipuri), o formă spectaculoasă a conversiei chemo-electrice se produce în organul electric al unor pești.

Există peste două sute de specii diferite de pești care posedă organe specializate în producerea unor descărcări electrice între extremitățile organului, care sînt încărcate electric contrar, comportîndu-se ca bornele unei baterii. Anatomia acestor organe arată că ele sînt alcătuite asemenea unei butelii de Leyda, prin „stivuirea" unui număr foarte mare de electroplăci, celule excitabile ale căror potențiale transmembranare (ce nu depășesc 0,1 V fiecare) se pot însuma prin gruparea în serie, dînd diferențe de potențial de zeci sau chiar sute de volți. La multe specii de pești, astfel de impulsuri servesc pentru orientare și pentru asigurarea comportamentului de grup în cadrul bancurilor (echivalînd din acest punct de vedere cu semnalele sonore ale speciilor terestre și aeriene) dar cele mai puternice șocuri electrice sînt generate de acei pești care pe această cale vînează, paralizînd organismele mai mici, care le servesc drept pradă. Ca un exemplu concludent, este cazul peștilor *Electrophorus electricus* și *Gymnotus electricus* care trăiesc în fluviile din America de Sud. Pe o mare parte din lungimea de pînă la 2 m a corpului lor este o pereche de organe electrice, reprezentînd aproape o jumătate din greutatea totală a peștilor respectivi. Sub comandă nervoasă sînt gene-

rate salve complexe de impulsuri, fiecare cu durata de ordinul milisecundelor, cu tensiunea de cîteva sute de volți și intensități ale curenților care pot depăși 10 A. Astfel, puterea electrică generată este de ordinul kilowaților. Cunoscuți în bazinul mediteranean încă din antichitate, peștii electrici au constituit primul și cel mai ușor sesizabil (chiar „șocant") exemplu de bio-electrogeneză.

III.4. CONVERSIA CHEMO-MECANICĂ DE ENERGIE

Materia vie în ansamblu, deci toate celulele, au drept una dintre însușirile fundamentale, capacitatea de mișcare—*motilitatea*. Aceasta se manifestă în modul cel mai evident în cazul structurilor biologice specializate pentru realizarea deplasării organismelor, adică prin funcția de motricitate, dar este proprie chiar și celulelor ce nu au mișcări independente.

Putem distinge două clase mari de mișcări :

a) deplasări în interiorul citoplasmei și

b) deplasări ale întregii celule în raport cu mediul înconjurător.

Din prima grupă fac parte curenții citoplasmatici (cicloză), foarte evidenți la plante, care produc deplasarea plastidelor și a nucleului în interiorul celulei și, de asemenea, toate deplasările legate de organizarea conținutului celular în diferite stadii. Forma cea mai ușor vizibilă a acestor mișcări o constituie formarea fusului nuclear și separarea materialului cromozomial în cursul diviziunii celulare. În ceea ce privește deplasările celulare în raport cu exteriorul, modalitățile primare de locomoție întîlnite la protozoare, nevertebratele larvale, zoosporii și gameții unor plante sînt mișcările amiboidale (prin modificări de viscozitate citoplasmatică), precum și mișcările ciliare și flagelare. Chiar și la animalele superioare, celulele migratoare (circulante), gameții și celulele din epiteliile ciliare posedă astfel de mișcări, însă la acestea a apărut forma evoluată de mișcare realizată de celule înalt specializate în acest scop — fibrele musculare. Indiferent de tipul de mișcare și de modalitatea sa de realizare, la nivel molecular este o utilizare a energiei chimice stocată în fosfații macroergici(ATP) pentru efectuarea de lucru mecanic.

În această discuție nu includem mișcările plantelor superioare, care se realizează fie prin modificări de turgescență, fie prin creșterea diferențială a diferitelor părți ale plantei.

Deplasarea oricărui corp se realizează numai sub acțiunea unei forțe care efectuează un lucru mecanic. Din termodinamică se știe că lucrul mecanic reprezintă o variație ordonată a energiei interne, implicînd deplasarea în aceeași direcție a unui mare număr de molecule, spre deosebire de căldură care reprezintă variația energiei de agitație termică, dezordonată, a moleculelor. În toate mașinile termice cu ajutorul cărora se obține în tehnică lucru mecanic pe seama energiei chimice a combustibililor, trecerea de la energia chimică la lucru mecanic se face prin etapa intermediară a căldurii, deci printr-o degradare calitativă a energiei interne, ceea ce implică un randament foarte scăzut al acestei conversii.

În lumea vie însă, lucrul mecanic se obține, prin conversie directă a energiei chimice, fără degradarea ei în căldură, ceea ce face ca randamentul să fie mult mai mare. Diferența de randament între cele două modalități de obținere a lucrului mecanic provine din structura foarte diferită a mediului în care se produc : în timp ce conversia termo-mecanică se face prin transformări de stare ale gazelor, deci într-un mediu total nestructurat, conversia chemo-mecanică se face prin tranziții conformaționale ale lanțurilor de (bio)polimeri dispuse ordonat, adică într-un mediu cu grad înalt de structurare. Principiul acestei conversii este ilustrat în Fig. III.22 prin trecerea unei fibre polimerice avînd grupări anionice fixe (polielectrolit), din conformație mai extinsă, atunci cînd pe aceste grupări este adsorbit sodiu, în conformație mai contractată, atunci cînd sodiul este înlocuit cu calciul bivalent, care „strînge" împreună cîte două grupări anionice.

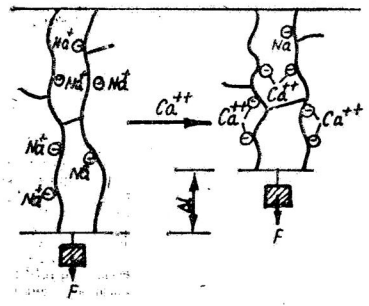


Fig. III.22. Ilustrare a conversiei directe chemo-mecanice de energie, prin contracția unei fibre polielectrolitice, ca urmare a unui proces de schimb. ionic

Pînă în prezent, în lumea vie sînt cunoscute patru sisteme de biopolimeri proteici capabili să efectueze, prin modificări conformaționale, conversia directă a energiei chimice în lucru mecanic : 1) sis-

temul *actină-miozină*, pe care se bazează contracția musculară, dar care este implicat și în curenții citoplasmatici și în mișcarea ambiodă; 2) sistemul *tubulină-dineină*, prezent în majoritatea cililor și a flagerilor și pe care se bazează, de asemenea, deplasarea cromozomilor în timpul diviziunii celulare și alte mișcări intracitoplasmatice (aceste două sisteme contractile pot coexista în aceeași celulă și pot în unele cazuri coopera); 3) în flagelii bacteriilor este prezentă o altă proteină contractilă, *flagelina* a cărei contracție generează mișcarea elicoidală care propulsează corpul celular, 4) la unele protozoare, ca de exemplu *Vorticella* este o altă proteină contractilă, spasmina, care se contractă pe baza legării calciului ca și lanțul polielectrolitic din Fig. III.22. În primele trei cazuri, energia chimică stocată în legăturile macroergice din ATP este eliberată direct de către moleculele contractile, care sînt capabile să hidrozeze ATP (au activitate ATP-azică), în timp ce, în ultimul caz energia din ATP servește la pomparea Ca^{2+} prin transport activ.

ORGANIZAREA SUPRAMOLECULARĂ A SISTEMELOR CONTRACTILE

În cursul evoluției filogenetice, primul sistem evident specializat pentru realizarea mișcărilor este reprezentat de flageli. În Fig. III.23 este ilustrat modul în care celulele flagelate se deplasează prin diferite mișcări ale flagelului.

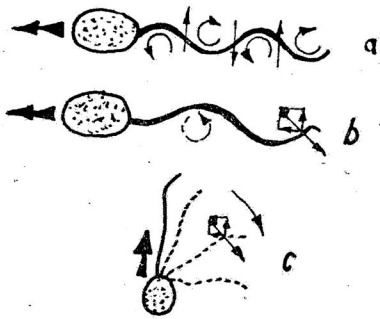


Fig. III.23. Locomoția celulară prin diferite tipuri de mișcări ale flagelului: a) biciuire, b) mișcare helicoidală, c) vislire. Săgețile groase arată deplasarea celulei.

Toate tipurile de cili și de flageli prezintă o ultrastructură similară, cînd sînt analizate la microscopul electronic, alcătuirea lor fiind ilustrată în Fig. III.24. Ele conțin 9 fibrile externe duble și două fibre centrale, tot ansamblul de filamente împreună cu matricea, în care sînt incluse, fiind înconjurat de o membrană, care este continuarea membranei plasmatice. Atît cilii cît și flagelii se dezvoltă dintr-un corpuscul bazal situat la periferia corpului celular și în care rămîn implantați. Cele 11 fibrile constau dintr-o proteină numită tubulină, iar brațele laterale ale celor 9 fibirile externe, din altă proteină—dineină. În acest cadru structural este posibilă conversia cu mare eficiență a energiei chimice, rezultate din hidroliza ATP, în lucrul mecanic de contracție a filamentelor de tubulină.

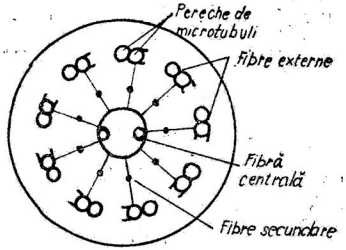


Fig. III.24. Reprezentarea schematică a secțiunii transversale printr-un cil sau flagel bacterian.

Cea mai înaltă specializare pentru realizarea conversiei chemomecanice o prezintă atît din punct de vedere structural cît și al performanțelor, mușchii scheletali ai vertebratelor. Fiind capabili să dezvolte tensiuni în jur de 30 N/cm², mușchii scheletali sînt principalul utilizator și convertizor ale energiei metabolice a organismului. De exemplu la om, mușchii scheletali, reprezentînd aproximativ 40% sau chiar 50% din greutatea corpului, pot dezvolta o tensiune totală de 30 tone forță.

Celulele contractile (fibrele musculare) au o grosime de ordinul zecilor de micrometri și lungimea între 1 mm și 10 cm. Așa cum se vede din Fig. III.25, o mare parte din volumul celulei musculare este ocupat de elementele contractile, miofibrilele, aranjate în fascicule paralele cu axa celulei. Diametrul miofibrilelor este de aproximativ 1 μm, fiind în jur de 1000 într-o celulă musculară, iar lungimea lor este cît a celulei. Aspectul miofibrilelor este de alternanță a unor

benzi mai clare (I) și mai întunecate (A), ceea ce face ca mușchii scheletali să fie „striați". Unitatea structurală a fibrilelor este *sarcomerul* (Fig. III.26) cu lungime în jur de 5 mm, delimitat între două

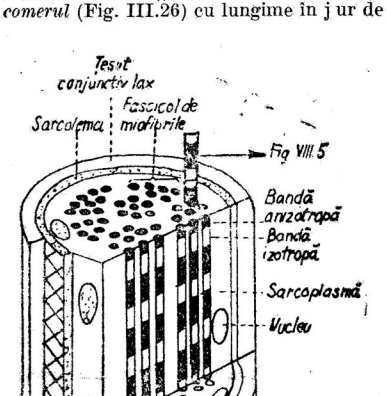


Fig. III.25. Organizarea microscopică a unei fibre musculare striate.

benzi transversale Z. Sarcomerele și deci fibrilele în ansamblu, constau din filamente de actină, cu diametru în jur de 50 Å și filamente mai groase de miozină cu diametru în jur de 110 Å, într-o dispunere hexagonală, în care fiecare filament de miozină este înconjurat de 6 filamente de actină. În porțiunea în care se suprapun, filamentele de miozină și cele de actină sînt conectate prin „punți transversale" groase de 40 Å, lungi cît distanța dintre filamente (180 Å) și distanțate la 430 Å una de alta.

Pentru înțelegerea modului în care se realizează cuplajul între excitație (fenomen electrochimic) și contracție (proces chemo-mecanic) este importantă de notat prezența unui amplu sistem de canale (Fig. III.27): a) reticulul sarcoplasmic constă din canale orientate paralel cu miofilamentele și care în dreptul benzilor Z se lărgesc,

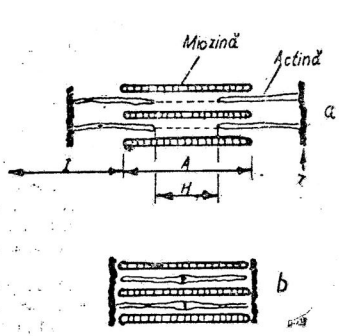


Fig. III.26. *a*) Organizarea unui sarcomer, așa cum rezultă din studiile electrono-microscopice. Porțiunile mai clare, *I*, sînt, din punt de vedere optic, izotrope, iar cele mai întunecate, *A*, sînt anizotrope. Zonele *I* conțin numai filamentele mai subțiri de actină, iar zonele *A* conțin și miozină. b) Același sarcomer contractat.

formînd niște cisterne terminale; b) un sistem de canale transversale sub forma unor inele ce înconjoară fiecare fibrilă în dreptul benzii Z și eventual și în dreptul joncțiunilor dintre zonele A și I. Ansamblul de două cisterne terminale și un tubul T constituie o formațiune caracteristică mușchiului striat — triada.

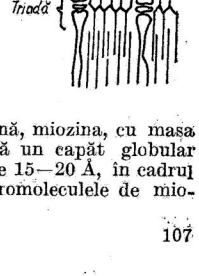


Fig. III.27. Diagramă a dispunerii reticolului sarcoplasmic și a sistemului tubular transversal, în raport cu miofibrelele.

Filamentele groase conțin o singură proteină, miozina, cu masa moleculară în jur de 500 kDa. Aceasta posedă un capăt globular și un lanț lung de aproximativ 1500 Å și gros de 15—20 Å, în cadrul căruia predomină conformația de elice α. Macromoleculele de mio-

zină se agregă, pînă cînd ansamblul este gros de 100—110 Å și lung de 1,5—2 μm, adică se realizează miofilamentele groase din cadrul benzii A. Capătul globular al macromoleculei de miozină poate hidroliza ATP, avînd deci activitate ATP-azică.

Filamentele subțiri conțin trei proteine: actina, tropomiozina și troponina. Actina este un lanț realizat din polimerizarea unor unități globulare (cu diametru ≈50 Å) de-a-lungul unei proteine filamentoase lungă de ≈400 Å, tropomiozina. De fiecare filament de tropomiozină se leagă o moleculă globulară de troponină. Această moleculă are o mare afinitate pentru ionii de calciu. Mai sînt și alte proteine musculare, avînd în special rol în organizarea miofilamentelor, ceea ce din punct de vedere funcțional revine la a fi elementele elastice ale sarcomerelor.

Dacă se amestecă soluții de miozină și de actină în proporția de 3/1, în care aceste proteine se găsesc în mușchi, amestecul are o vîscozitate mai mare decît suma vîscozităților separate, comportîndu-se ca o nouă proteină — actomiozina. Ca și miozina, dar într-o măsură de 200 de ori mai mare, actomiozina are proprietatea de a hidroliza ATP, această activitate ATP-azică fiind reglată de ionii Ca^{2+}.

CONTRACȚIA MUȘCHIULUI STRIAT

Contracția fibrelor musculare striate se realizează sub influența excitației electrice, transmisă de fibrele nervoase (motoare) aferente. În urma proceselor care au loc la nivelul plăcilor motoare, pe sarcolemă se propagă un potențial de acțiune, reprezentînd o undă de depolarizare. Aceasta se transmite în interiorul fibrei prin intermediul canalelor transversale ce înconjoară toate miofibrilele, iar de la acestea, la cisternele terminale ale reticulului sarcoplasmic. În stare de repaus, pe membrana acestor cisterne sînt adsorbiți ioni Ca^{2+}, iar în urma depolarizării aceștia sînt eliberați în sarcoplasmă. Datorită afinității sale foarte mari pentru calciu, troponina leagă ionii Ca^{2+} și își modifică conformația. Modificarea de conformație se transmite în mod cooperativ tropomiozinei, ceea ce determină activarea funcției ATP-azice a actomiozinei, apoi hidroliza ATP și asocierea mai strînsă a actinei cu miozina, deci scurtarea sarcomerelor. Cînd stimulul de depolarizare de la sistemul T încetează, calciul nu mai vine din cisternele terminale la troponină, ci este preluat de la aceasta de o proteină localizată în reticulul sarcoplasmic, proteină ce funcționează ca pompă de Ca^{2+}.

Atît studiile electrono-microscopice, cît și cele de microscopie în contrast de fază, au arătat că lungimea benzii A a sarcomerului

și a filamentelor de miozină ce o compun nu se modifică nici atunci cînd mușchiul este contractat, nici cînd este relaxat. De asemenea, nici lungimea filamentelor de actină nu se modifică, dar în contracție maximă și banda I și zona H (din mijlocul benzii A) dispar complet (Fig. III.26 b). Rezultă, deci, că nu se produce o scurtare a filamentelor, ci contracția se asociază cu întrepătrunderea acestora prin alunecare.

Existența punților transversale dintre filamentele de actină și cele de miozină, în porțiunea în care se întrepătrund, sugerează posibilitatea ca acestea să fie nu numai conexiunea structurală între cele două tipuri de filamente, ci și sediul de generare a tensiunii mecanice care determină scurtarea. Faptul că un mușchi alungit, astfel încît filamentele groase și cele subțiri să nu se mai suprapună, nu se mai contractă ca răspuns la stimulare, confirmă această ipoteză.

Elaborînd modelul contracției mușchiului striat prin întrepătrunderea miofilamentelor, H. Huxley și A. F. Huxley au făcut ipoteza că filamentele de miozină se deplasează de-a lungul celor de actină prin formarea unui număr mai mare de punți transversale care trag și împing filamentele, analog cu mișcările unui om ce ar urca o pantă abruptă ajutîndu-se și de picioare și de mîini. Ulterior s-a atătat că grupările active de pe actină sînt —SH și —OH, la care se formează și se rup în mod alternativ punți —S— și —O— dintre actină și miozină.

TERMODINAMICA CONTRACȚIEI MUSCULARE

Funcția tuturor mușchilor este de a converti energia chimică în lucru mecanic, necesar fie unor deplasări, fie exercitării unor tensiuni mecanice, chiar fără o deplasare exterioară. Acestor două necesități le corespund cele două tipuri de contracție reprezentate în Fig. III.28: a) contracție izotonică, în care mușchiul deplasează o forță constantă pe o anumită distanță, efectuînd deci în exterior un lucru mecanic; b) contracția izometrică, în care, deși nu produce nici o deplasare în exterior, mușchiul exercită o tensiune, deci efectuează un lucru mecanic intern.

Aplicînd în acest caz principiul I al termodinamicii, putem scrie că variația elementară a energiei interne a mușchiului (dU) este suma dintre: căldura schimbată cu exteriorul (dQ); lucrul mecanic efectuat în exterior prin scurtarea cu dl la o încărcare constantă $F: dL = F \cdot dl$; precum și variațiile de energie datorită schimburilor chimice (dU_{ch}):

$$dU = dQ + Fdl + dU_{ch}$$

Pentru un mușchi izolat, care nu are schimburi de substanțe cu exteriorul: $dU_{ch} = 0$, astfel încît:

$$dU_{F=ct} = dQ_{F=ct} + F \cdot dl$$

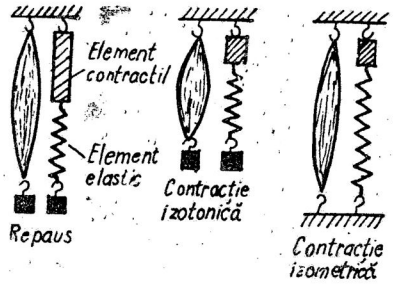


Fig. III.28. Ilustrare a celor două tipuri de contracție, prin separarea imaginară a elementelor contractile ale mușchiului, de cele elastice.

În mod evident, atît lucrul mecanic pe care un mușchi îl poate debita în exterior, cît și căldura degajată, depind de încărcarea sa F. Sub o încărcare F_0 pe care nu o mai poate deplasa, mușchiul efectuează contracție izometrică (l = constant; $dl = 0$), în care caz variația energiei interne este exprimată numai de căldura degajată în exterior:

$$dU_{l=ct} = dQ_{l=ct}$$

Făcînd diferența dintre variațiile de energie în contracție izotonică și izometrică și raportînd la unitatea de timp, avem:

$$\frac{d}{dt}(U_{F=ct} - U_{l=ct}) = \frac{d}{dt}(Q_{F=ct} - Q_{l=ct}) + \frac{F \cdot dl}{dt}$$

Membrul sting al acestei relații reprezintă viteza de variație a energiei interne a unui mușchi în contracție izotonică, în exces față de contracția izometrică și îl notăm cu dU/dt. Analog, în membrul drept avem intensitatea degajării de căldură în exces față de contracția izometrică și lucrul mecanic debitat în unitatea de timp dL/dt, adică puterea. În Fig. III.29 este reprezentată dependența acestor mărimi de încărcarea mușchiului, dintr-un astfel de grafic putîndu-se găsi încărcarea la care randamentul producerii de lucru mecanic de către mușchi este maxim. Se observă că aceasta corespunde cu ≈30% din greutatea pe care mușchiul nu o mai poate deplasa.

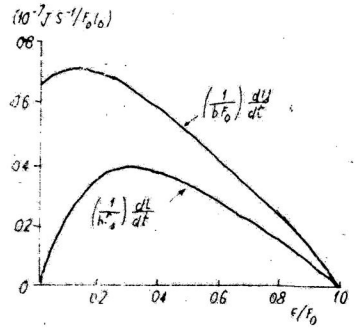


Fig. III.29. Intensitatea producerii de lucru mecanic, precum și de căldură și lucru mecanic împreună, într-un mușchi în contracție izotonică, în exces față de contracția izometrică.

Puterea mecanică, adică lucrul mecanic pe care îl poate efectua un mușchi în unitatea de timp, este produsul dintre încărcare și viteza de contracție:

$$P = dL/dt = F \cdot dl/dt = F \cdot v,$$

Este deci important de cunoscut aceste două mărimi, adică modul în care viteza de contracție a mușchiului depinde de încărcarea sa.

Studiind corelația acestor mărimi, cunoscutul biofizician englez A. V. Hill a stabilit prin analiza datelor experimentale, relația:

$$(F + a)(v + b) = \text{constant} = (F_0 + a)b$$

În această relație, F_0 este încărcarea la care mușchiul nu se mai poate contracta, a este o constantă avînd dimensiuni de forță, iar b este o constantă cu dimensiuni de viteză. Toți cei trei parametri a, b și F_0 sînt caracteristici proprii fiecărui mușchi. Dacă explicităm din relația de mai sus viteza de contracție:

$$v = (F_0 - F) \cdot b/(F + a)$$

se vede că aceasta are valoarea maximă $v_0 = F_0 \cdot b/a$ atunci cînd mușchiul se contractă liber.

Dependența de încărcare a vitezei de contracție își păstrează forma de mai sus pentru diferite lungimi inițiale ale mușchiului,

fie mai mici, fie mai mari decît lungimea pe care o are în organism (*in situ*) l_0, aşa cum se vede din Fig. III.30, ceea ce diferă fiind valoarea tensiunii izometrice F_0 şi, deci, a vitezei de concentraţie liberă v_0.

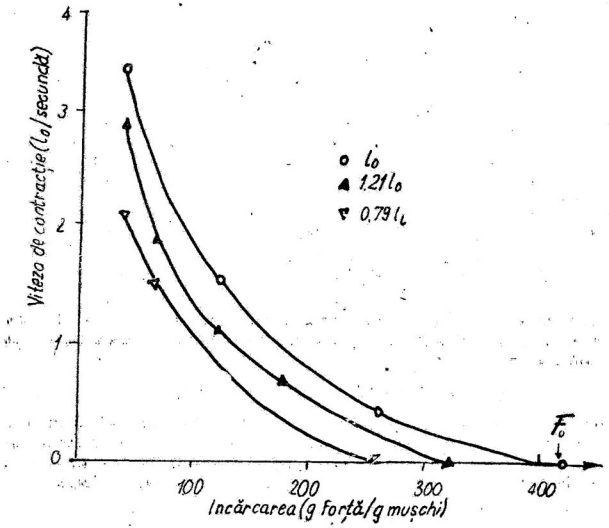


Fig. III.30. Dependenţa vitezei de contracţie a unui muşchi striat de încărcarea sa, pentru trei lungimi iniţiale diferite, l_0 fiind lungimea muşchiului în organism (*in situ*).

Toate caracteristicile experimentale ale contracţiei musculare discutate anterior, pot fi corelate cu metabolismul muşchiului şi explicate pe baza mecanismului molecular al contracţiei. Referitor numai la aspectele energetice ale metabolismului muscular, se remarcă faptul că şi în acest caz energia necesară în mod nemijlocit scurtării sarcomerului este furnizată de hidroliza ATP, aproximativ 20% din energia eliberată astfel fiind convertită în energie mecanică.

Rezerva de ATP din muşchi, unde se găseşte în concentraţie de 10^{-2}M, este foarte mică, prin raport cu necesarul în cursul unei activităţi susţinute. La om, de exemplu, rezerva de ATP nu acoperă decît consumul în citeva secunde de alergare, în ritmul unei curse de 10 km. Apare astfel evidentă necesitatea unor mecanisme de refacere continuă a ATP, pe seama utilizării rezervelor celulare. Aşa cum se vede din fig. III.31 formarea de ATP se face atît prin oxidări aerobe, cît şi prin procese de descompunere a substraturilor fără participarea oxigenului.

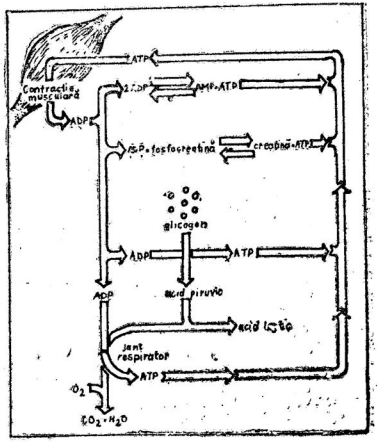


Fig. III.31. Furnizarea ATP-ului necesar contracţiei musculare, prin metabolism aerob şi anaerob.

În anaerobioză, se produce degradarea unor compuşi cu conţinut energetic ridicat, prezenţi ca atare în muşchi, aşa cum este fosfocretina, capabilă să transfere gruparea sa fosfat unei molecule de ADP, pe care o transformă în ATP. Tot anaerob se produce şi degradarea incompletă a glicogenului, existent ca formă de stocare a energiei chimice în muşchi.

Procesele aerobe determină descompunerea oxidativă completă a substraturilor, în prezenţa O_2, pînă la CO_2, în timp ce procesele glicolitice anaerobe se opresc la molecule organice mai mari. Descompunerea anaerobă a unui mol de glicogen permite sinteza a

3 moli de ATP, în timp ce prin procesele aerobe se formează 39 moli de ATP. Această diferență foarte mare arată că un travaliu muscular amplu poate fi furnizat numai pe baza unui consum de oxigen crescut în mod corespunzător.

Am menționat deja faptul că mușchii scheletali (striați) reprezintă principalul convertizor al energiei metabolice în organismele animalelor superioare. Alături de aceasta, nu trebuie uitat nici faptul că o permanentă transformare a energiei chimice în lucru mecanic se realizează chiar fără legătură cu motricitatea, deci în condiții de metabolism bazal, de către mușchii ce asigură respirația și de mușchii netezi ai organelor interne, care asigură tranzitul materialelor în organism (ingestia, digestia și excreția).

Un amplu și continuu consum de energie este asociat cu pomparea sîngelui în sistemul circulator, travaliul mecanic fiind necesar atît pentru ridicarea masei de sînge a corpului în cîmpul gravitațional, cît și pentru învingerea rezistenței la curgere în tot patul vascular. Acesta constă dintr-o rețea imensă de canale și canalicule, dintre care cele mai subțiri au diametre de ordinul micrometrilor, deci opun o rezistență mare la curgerea sîngelui.

Puterea mecanică totală pe care o debitează inima de om este în jur de 2,5 W. Din aceasta, aproximativ 80% (2 W) este furnizată de ventriculul sting care pompează sîngele oxigenat în arterele ce duc spre toate țesuturile și organele, în afară de plămîni, menținînd o presiune arterială ce trebuie să depășească 100 torr. Travaliul ventriculului drept este mai mic (circa 0,5 W), căci el debitează sîngele în artera pulmonară la o presiune considerabil mai mică, iar travaliul auriculelor este aproape neglijabil, comparativ cu acela al ventriculelor.

La un om normal de 75 kg, debitul cardiac în repaus este de 5—6 l/min. dar acest debit devine dublu chiar în cursul unui efort moderat, pentru ca la un atlet bine antrenat să poată ajunge la 30 l/min, în cursul unui efort intens. Frecvența normală a bătăilor inimii de om este de 60—100/min, astfel că într-un an mușchiul cardiac efectuează aproximativ 40 milioane de contracții, iar în cursul unei vieți medii volumul total al sîngelui pompat este de circa 5 milioane de litri.

Aceste date numerice arată amploarea unei conversii a energiei chimice în travaliu muscular pe care organismul nu îl efectuează în exterior, deci care în ultimă instanță se va regăsi doar sub forma unei părți din căldura degajată, atît în activitate, cît și în condiții de metabolism bazal. În același timp, pe baza acestor date se poate înțelege clar că o dificultate majoră în calea realizării unei inimi artificiale implantabile este — alături de acelea referitoare la construcția propriu-zisă — și necesitatea furnizării neîntrerupte a energiei de 2,5 W, necesară funcționării acesteia.

Amintind că de aspectele energetice globale ale activității musculare, implicată în locomoție, ne-am ocupat în Cap. II, putem încheia prezentarea conversiei chemo-mecanice de energie în mușchi cu remarca generală că impactul oricărui organism asupra mediului în care trăiește depinde, uneori nu în mod esențial, dar oricum în primă instanță, de activitatea mușchilor săi. Chiar și în cazul omului, al cărui specific net distinctiv față de toate celelalte organisme este extraordinara perfecționare a sistemului său nervos, această afirmație rămîne valabilă, căci însăși desfășurarea activităților intelectuale este posibilă numai odată cu funcționarea unui mare număr de mușchi, pentru scris, vorbit etc.

* * *

Deși subiectele abordate în acest capitol sînt departe de a epuiza problematica energeticii celulare, după parcurgerea lor se poate susține afirmația că în celulele vii au loc permanente și variate conversii de energie, pe baza cărora se desfășoară funcțiile organismelor. Pentru efectuarea oricărei activități, în celule este utilizată direct numai energia chimică a legăturilor fosfatice macroergice, adică este nemijlocit utilizat ATP. Acesta este produs în mod continuu în mitocondrii, prin „combustia" substanțelor organice. În cloroplaștii celulelor autotrofe, substanțele organice sînt sintetizate direct din molecule anorganice, utilizîndu-se energia radiantă, iar în celulele heterotrofe, substanțele organice sînt preluate din exterior și utilizate pentru sinteza ATP. În multe celule are loc conversia energiei chimice în travaliu mecanic, unele celule fiind chiar specializate pentru aceasta, altele sînt specializate pentru propagarea semnalelor electrice, dar în toate celulele au loc conversii chemoelectrice prin transportul de ioni prin membrane. De asemenea, în toate celulele au loc procese de sinteză și asamblare a componenților celulari, de acestea ocupîndu-se cu precădere studiul metabolismului biochimic.

Ca rezultat al elucidării la nivel tot mai aprofundat a structurilor subcelulare și a mecanismelor de conversie a energiei în celule, s-a ajuns la utilizarea tot mai largă a conceptului de *mașină moleculară*. În ultimii ani, diferiți autori elaborează modele biomecanice ale agregatelor moleculare implicate în bioenergetica celulară. Așa este cazul pompelor ionice, a sarcomerelor contractile sau a flagelului bacterian. Mișcarea bacteriilor flagelate se realizează

datorită rotației flagelului, care este alcătuit dintr-o parte mobilă (rotor) și un cadru fix (stator), asemenea unui motor electric, ale cărui dimensiuni sînt însă de numai 25 nm, așa că acest motor nu poate fi observat cu nici un microscop optic.

Chiar dacă, într-un anumit stadiu de elaborare, unele modele de mașini moleculare sînt doar ipotetice și au mai ales rolul de a face intuitive explicațiile asupra mecanismelor, importanța lor rezidă în faptul că ele exprimă tendința continuă de aprofundare a înțelegerii în termeni fizici a fenomenelor din materia vie.

CAPITOLUL IV

EVOLUȚIA ANTI-ENTROPICĂ ȘI AUTO-STRUCTURAREA MATERIEI VII

În Cap. II s-a arătat faptul că simpla degajare de căldură în exterior face ca un sistem deschis, așa cum sînt cele biologice, să elimine entropie în mediu: $d_eS = dQ/T < 0$, prin aceasta accentuînd dezorganizarea moleculară a mediului, dar crescînd gradul de ordonare a propriilor săi componenți (după cum este simbolizat în Fig. IV.1). Căldura, pe care orice organism, atît animal cît și vegetal, o degajă în mediu, reprezintă deșeul energetic al funcționării sale. În același timp, organismele chemo-organo-trofe elimină în exterior și deșeurile materiale ale metabolismului, adică micromoleculele rezultate în procesele catabolice (de exemplu CO_2). Faptul că aceste organisme preiau din afară molecule organice mari, deci substanțe cu entropie scăzută și elimină substanțe micromoleculare, cu entropie mai ridicată, echivalează cu o degajare de entropie sau o preluare din mediu de entropie negativă — *negentropie* (termen introdus de L. Brillouin, în continuarea ideilor lui L. Boltzmann și E. Schrödinger).

Degajarea de entropie în exterior de către toate organismele înseamnă că biosfera în totalitatea ei preia din mediul fizic ambiant entropie negativă. Dar, dat fiind faptul că toate substanțele au o circulație ciclică, singurul schimb net pe care întreaga scoarță terestră și, odată cu ea, biosfera îl au cu exteriorul, constă din adsorbția radiației solare și emisia în spațiul cosmic a propriei radiații termice a Pămîntului. Deoarece temperatura scoarței terestre nu variază în mod apreciabil (decît în intervale de timp de cu totul alt ordin de mărime decît viața organismelor) este evident că Pămîntul emite în spațiul cosmic un flux de energie egal cu acela primit de la Soare. Însă radiația incidentă diferă de cea emisă în ceea ce privește compoziția spectrală, căci radiația solară conține predominant domeniul

vizibil, cu maximul în jur de 500 nm, în timp ce radiația terestră este mai ales în infraroșu, avînd maximul la 11.000 nm. Deosebirea de lungimi de undă exprimă, pe baza legilor radiației termice, diferența între temperatura suprafeței Soarelui : $T_1 \approx 6.000$ K și a suprafeței Pămîntului : $T_2 \approx 300$ K.

M. Palnck a stabilit că entropia radiației termice cu energia U, emisă de un corp cu temperatura T, este : $S = \frac{4}{3}\frac{U}{T}$, deci pentru un flux de radiație solară $(dU/dt) = 5{,}63 \cdot 10^{24}$ J/an, cu temperatura T_1 și un eflux egal de radiație, cu temperatura T_2, este o degajare netă de entropie de către Pămînt :

$$\frac{dS}{dt} = \frac{4}{3}\frac{dU}{dt}\left(\frac{1}{T_1} - \frac{1}{T_2}\right) = -2{,}38 \cdot 10^{22}\ \text{J/K/an}$$

Aceasta este influxul de negentropie primit de scoarța terestră odată cu radiația solară. El compensează entropia produsă prin toate procesele ireversibile ce au loc pe Pămînt (vînturi, curenți oceanici etc.) și, în particular, producerea și degajarea de entropie de către toată biosfera. Se poate deci spune că apariția și structura acestei forme înalt organizate a unei părți din materia scoarței terestre este o consecință — desigur, cea mai importantă — a trecerii energiei radiante de la Soarele fierbinte, la Pămîntul mai rece și, de la acesta, la spațiul cosmic și mai rece.

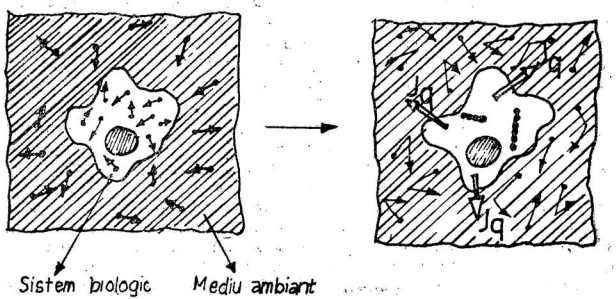


Fig. IV.1. Schemă de principiu a scăderii entropiei unui sistem (schematizat ca o celulă) pe baza degajării de căldură (C) în mediu și a creșterii entropiei acestuia. Săgețile simbolizează agitația termică a componenților moleculari ai sistemului.

IV.1. STRUCTURI DISIPATIVE SPAȚIO-TEMPORALE

Termenul *structură*, a cărui etimologie este legată de latinescul „struere" — a construi, desemnează în sens clasic doar aranjarea spațială a elementelor componente ale unui ansamblu. Ca atare, structura este perceptibilă prin observație (directă sau cu ajutorul unor instrumente capabile să amplifice performanțele senzoriale ale observatorului). Cunoașterea tot mai detaliată a structurilor biologice, în această accepțiune, este obiectivul permanent al științelor anatomice și morfologice, al căror progres se asociază nemijlocit cu creșterea puterii de rezoluție a instrumentelor de observație. În prezent, utilizarea microscoapelor cu fascicule de particule accelerate a adus investigațiile „morfologice" pînă la limita teoretică a unei puteri de rezoluție care să discearnă pozițiile moleculelor individuale (10^{-10}m). În acest caz însă, între radiația exploratoare și obiectul explorat este o interacție atît de puternică încît respectiva structură poate fi modificată pînă la punctul de a nu o mai putea considera reprezentativă pentru situația existentă *in vivo*.

Dar, sub influența structuralismului filozofic, accepțiunea actuală a termenului „structură" este considerabil mai cuprinzătoare decît cea clasică, el desemnînd modalitatea de alcătuire, raporturile și interacțiile dintre elementele unui sistem, care îi determină proprietățile și comportamentul de ansamblu, ireductibile la acelea ale elementelor componente. Deși structuralismul are limitări epistemologice serioase, ținînd de subaprecierea analizei concrete în favoarea sintezei, el a avut și meritul de a reaminti și sublinia integralitatea sistemelor biologice, în condițiile în care entuziasmul teoretic generat de succesele spectaculoase ale biologiei moleculare poate conduce pînă la reducționism.

Abordările de tip sintetic prezintă, la rîndul lor, riscul de a rămîne vagi și neproductive pe planul progresului științific, atît timp cît nu introduc concepte capabile să ofere o înțelegere superioară a mecanismelor prin care se realizează structura cercetată. Prin raport cu această cerință, se poate afirma cu certitudine că cea mai importantă contribuție recentă a științelor fizice la înțelegerea materiei vii o reprezintă conceptul de structură disipativă, pe care l-am introdus în Cap. I.

Termodinamica clasică descrie numai *structurile de echilibru*, care apar prin scăderea entropiei, pe măsura reducerii temperaturii, așa cum este cazul cristalelor. Ca orice stare de echilibru, astfel de structuri se mențin în mod indefinit dacă sînt izolate de exterior. O structură de echilibru corespunde unei valori minime a

energiei libere a sistemului, deci stabilitatea sa este pur statică, exprimînd faptul că în sistem nu se petrece nici un proces.

Termodinamica proceselor ireversibile lente, apropiate de condiţiile de echilibru, a introdus noţiunea foarte importantă de stări staţionare, a căror stabilitate — discutată la p. 57 — este de tip dinamic; ea constă din stingerea prin amortizare a fluctuaţiilor ce pot apărea în sistem. Stările staţionare apropiate de echilibru, care se stabilesc în sistemele supuse acţiunii unor forţe exterioare constante şi nici, pot explica apariţia unor neomogenităţi spaţiale ca, de exemplu, unui gradient de densitate. Este însă evident că aceste neomogenităţi variază în spaţiu în mod continuu şi nu pot avea o dinamică temporală proprie, astfel că, între ele şi structurile biologice, nu pot fi decît asemănări foarte limitate. Deşi conceptul de stare staţionară este util pentru explicarea stabilităţii dinamice şi a unor comportamente generale ale sistemelor biologice, el nu poate descrie mecanismele structurării materiei vii, căci în aceasta au loc şi procese îndepărtate de echilibru, de exemplu între reactanţi cu afinitate mare.

Se ştie însă de mult timp că unele fluxuri, dacă sînt suficient de intense, pot determina o structurare bruscă, strict discontinuă spaţial şi care se menţine numai atît timp cît intensitatea fluxului rămîne într-un anumit domeniu de valori. Un exemplu extrem de simplu, dar concludent, este oferit de o fîntînă arteziană a cărei curgere poate fi sub forma unei configuraţii bine definite, cînd debitul nici nu scade sub o valoare minimă, nici nu depăşeşte o altă valoare, peste care se trece la o nouă configuraţie de curgere.

Un exemplu mai complex de configuraţie de flux în condiţii îndepărtate de echilibru este convecţia Benard. Dacă un strat orizontal de lichid este aflat în contact la partea inferioară cu o plită a temperatura T_1 iar la partea superioară are temperatura $T_2 < T_1$, el va fi traversat de un flux de căldură care tinde ca densitatea lichidului la partea inferioară să fie mai mică decît la cea superioară — deci contrar tendinţei de distribuire în cîmpul gravitaţional. Dacă gradientul de temperatură este mic, fluxul de căldură se realizează numai prin conducţie termică, deci printr-un proces de transfer continuu, între moleculele care se ciocnesc, al energiei de agitaţie termică. Pentru o anumită valoare critică a gradientului de temperatură, iau naştere curenţi de convecţie ce pot avea configuraţii spaţiale foarte ordonate. În această situaţie, îndepărtată de starea de echilibru, în sistem este o disipare de energie liberă considerabil mai mare decît prin simpla conducţie termică, dar sistemul este mai structurat căci, în timp ce înainte toată energia internă a sistemului aparţinea numai mişcării dezordonate de agitaţie termică, acum un număr mare de molecule se mişcă în mod coerent în intervale macroscopice de timp.

Acest fenomen a fost interpretat în 1916 de lord Rayleigh ca interacţia dintre fluxul de căldură, ce tinde să destabilizeze sistemul şi fluxul de convecţie ce tinde să-l stabilizeze. Însă, abia spre 1970, datorită cercetărilor grupului lui I. Prigogine din Bruxelles, s-a înţeles faptul că avem a face cu o structură disipativă apărută prin amplificarea fluctuaţiilor. Sub valoarea critică a gradientului de temperatură, curenţii microscopici de convecţie ce apar ca fluctuaţii locale ale distribuţiei moleculelor, sînt amortizaţi şi dispar, în timp ce, peste această valoare, unii dintre ei se amplifică, devenind macroscopici. Organizarea supramoleculară a sistemului, apărută astfel, corespunde unei fluctuaţii uriaşe, stabilizată prin schimburile de energie cu exteriorul, ceea ce arată că dezechilibrul poate fi, în anumite condiţii, o sursă de organizare.

Generalizînd această constatare, P. Glansdorff şi I. Prigogine (1971) au arătat că, întotdeauna cînd un sistem, iniţial omogen şi în echilibru, este traversat de un flux de energie liberă suficient de intens, el se transformă spontan într-un sistem heterogen de mai mare complexitate, în care o parte din energia liberă ce îl traversează este utilizată pentru menţinerea unor structuri şi modalităţi de mişcare macroscopice. În timp ce, în condiţii staţionare apropiate de echilibru, o distribuţie neomogenă a componenţilor era instabilă, tinzînd să dispară, traversarea sistemului de către un flux de energie care menţine valorile mari ale forţelor face ca tocmai distribuţia neomogenă să fie stabilă. Neomogenităţile se pot manifesta atît din punct de vedere spaţial, cît şi ca succesiune temporală a proceselor. Asemănarea de principiu cu situaţia existentă în sistemele biologice s-a conturat şi mai bine după analiza în aceiaşi termeni a unor fenomene biochimice.

Un interes deosebit îl prezintă problema organizării temporale a reacţiilorbiochimice, căci periodicitatea este o caracteristică generală a tuturor proceselor metabolice. Evoluţia unui sistem izolat de reactanţi decurge, în marea majoritate a cazurilor, în mod uniform către o stare finală de echilibru; totuşi, această regulă este contrazisă de reacţiile chimice oscilante, prin care într-un sistem se revine periodic la o aceea şi concentraţie de compuşi intermediari. Exemplul cel mai spectaculos este reacţia descoperită în 1958 de chimistul sovietic B. Belousov şi studiată pe larg de A. Jabotinsky: oxidarea unor acizi organici (citric, malonic) de către bromatul de potasiu, într-o soluţie concentrată de acid sulfuric şi în prezenţa sulfatului de ceriu drept catalizator. Într-un vas de reacţie cu omogenizare continuă, se poate înregistra spectroscopic o trecere periodică de la ioni trivalenţi la

ioni tetravalenți de ceriu și apoi invers, cu perioada de aproximativ un minut, iar într-o eprubetă neagitată apar zone paralele în care se găsesc succesiv ionii de un anumit tip. Avem, deci, a face cu o organizare fie temporală, fie spațială a sistemului, ambele dispărînd brusc odată cu consumarea reactanților inițiali.

În prezent se cunosc mai multe exemple de reacții chimice oscilante, care apar în sisteme de reactanți cu afinitate mare, deci în condiții îndepărtate de echilibru, atunci cînd un produs intermediar are efect autocatalitic, influențîndu-și propria viteză de formare. Astfel de oscilații au putut fi indentificate și în reacțiile biochimice din celule. Astfel, încă din 1964, B. Chance a identificat oscilații sinusoidale amortizate în cadrul glicolizei, iar E. Selkov le-a explicat ulterior pe baza modificărilor activității principalei enzime implicată în proces, care este activată de produsul reacției și inhibată de un exces de reactant.

Trecînd la situații mai complexe, este de notat că, prin cuplarul între reacții chimice și difuzie se poate ca într-un sistem inițial omogen, o fluctuație să fie amplificată și să ducă la o stare stabilă neomogenă, dacă în ansamblul de procese din sistem sînt și etape autocatalitice. A. M. Turing, într-o lucrare teoretică din 1932, a prezis că interacția dintre fluxul difuzional stabilizator și reacțiile chimice destabilizatoare poate constitui baza fizico-chimică a morfogenezei. Deși, referitor la mecanismele generării structurilor extrem de complexe ale organismelor, persistă încă numeroase incertitudini, se poate afirma că formarea de structuri disipative este întotdeauna cadrul macroscopic în care se includ și alte procese de detaliu.

Un exemplu concludent în acest sens îl constituie agregarea coloniilor de amoebe (de exemplu *Dictyostelium discoideum*) ca un corp multicelular, din asocierea a 10^6 organisme unicelulare independente și identice. Aceste amoebe se hrănesc cu bacterii, iar după terminarea acestei hrane ele se distribuie mai întîi uniform, apoi încep să se agrege într-un număr de puncte de condensare în care se formează corpi multicelulari ce posedă o structură diferențiată, fiind capabili să fructifice, formînd spori. Din acești spori, prin germinare, rezultă celule care se dispersează în mediu ca amoebe uni celulare independente și ciclul continuă. Interacțiile celulare, mediate de o substanță numită inițial acrazină și dovedită apoi a fi AMP ciclic, duc la agregare, prin amplificarea unor neomogenități care apar inițial ca fluctuații față de distribuția omogenă. Analiza teoretică a condițiilor în care această distribuție este instabilă a arătat că se trece spontan la agregare atunci cînd celulele suferă o creștere critică de intensității producerii de acrazină, fie a sensibilității față de aceasta. Concluziile teoretice concordă foarte bine cu datele experimentale, iar agregarea amoebelor poate reprezenta un model simplificat atît al proceselor morfogenetice, cît și al structurării sistemelor ecologice.

Ordonarea ecosistemelor se manifestă nu numai prin distribuții spațiale specifice, ci și prin desfășurarea ordonată în timp a fenomenelor, de exemplu variația periodică a numărului de indivizi din diferite specii. Astfel de oscilații ale populațiilor nu exprimă o instabilitate a sistemului, ci tocmai mecanismele de stabilizare dinamică și ele au fost efectiv constatate în cele mai diferite ecosisteme. Conceptul de structură disipativă spațio-temporală sugerează abordarea unitară a ambelor aspecte, prin scrierea de ecuații cinetice care să descrie și interacțiile populațiilor și deplasarea lor. În acest fel se obțin imagini sintetice, explicative și predictive ale dinamicii ecosistemelor.

În concluzie, este de reținut ideea că toate sistemele vii, capabile de existență autonomă, sînt traversate de fluxuri permanente de energie liberă și constituie structuri disipative cu grad înalt de ordonare spațială și cu dinamică temporală specifică, structuri care există numai în condiții îndepărtate de echilibru.

IV.2. PROCESE DE AUTO-STRUCTURARE

Concepția dezvoltată mai sus, conform căreia diferitele nivele de organizare macroscopică ale sistemelor biologice, capabile de utilizare direcționată a energiei libere extrase din mediu, reprezintă structuri disipative, constituie, desigur, principala achiziție științifică, ce a dus la stabilirea unei adevărate termodinamici biologice. Această idee nu este însă incompatibilă cu afirmația complementară că, în cadrul materiei vii, deci a respectivelor structuri disipative, există la nivel local condiții de cvasiechilibru, care fac ca organizarea locală, la nivel molecular, a materiei vii să se realizeze pe baza tendinței spontane a componenților moleculari de a atinge starea cea mai stabilă, corespunzătoare energiei libere minime. Subliniem faptul că stările de echilibru, despre care se poate discuta în legătură cu materia vie, reprezintă un *echilibru local și momentan*, stabilit prin constringeri spațiale și temporale variabile. Ansamblul acestor condiții definește la scară macroscopică structura disipativă, iar la nivel microscopic determină domeniul în care se realizează starea de cvasi-echilibru.

Un rezultat de mare importanță pentru înțelegerea organizării moleculare a materiei vii este faptul că aceasta se realizează în

mare măsură printr-un proces de auto-asamblare spontană pe baza tendinței termodinamice de atingere a stării (locale și momentane!) cu energie liberă minimă, în condițiile date.

Un lanț biopolimeric cu o anumită structură primară a unităților monomerice capătă spontan, prin ajustări microscopice, conformația spațială cu cel mai mic conținut energetic, în condițiile micromediului molecular din locul în care se găsește în celulă. Se poate astfel considera că informația genetică din ADN codifică nu doar succesiunea de aminoacizi dintr-un lanț polipeptidic, ci, odată cu aceasta, și structura tridimensională a proteinei respective și, implicit, activitatea ei biologică. Procesul de auto-asamblare constă inițial din realizarea numărului maxim posibil de legături de hidrogen și de punți disulfhidrice intracatenare, apoi intercatenare, între grupările libere de genul —COOH, —NH_2, =NH, —SH etc., de pe lanțul polimeric, pînă cînd acest lanț a căpătat structura terțiară, desemnată în Fig. IV.3 drept moleculă proteică asamblată. Atît respectivele ansambluri în parte, cît și complexe în care intră mai multe, sînt structurate și stabilizate pe baza *interacției hidrofobe*.

Dizolvarea în apă a oricărei molecule face ca moleculele de apă aflate în contact cu ea să nu mai poată stabili același număr de punți de H cu alte molecule de apă, eventual stabilind astfel de punți cu molecula respectivă. Însă, dacă molecula dizolvată are o porțiune hidrofobă, așa cum sînt, de exemplu, catenele hidrocarbonate din acizii grași, toate moleculele de apă aflate în contact cu această porțiune vor avea un număr redus de legături de hidrogen, deci energia potențială (liberă) a sistemului va fi mai mare. Tendința oricărui sistem de a atinge starea cu energie potențială minimă, face ca suprafețele de contact cu apa ale grupărilor hidrofobe să fie cît mai mici, deci ca aceste grupări hidrofobe să fie în cît mai mare măsură în contact între ele. Acesta este efectul hidrofob, care face ca moleculele (sau grupările) hidrofobe să se alăture și deci să se structureze, atunci cînd sînt dizolvate în apă, nu pe baza unor forțe de atracție între ele, ci datorită respingerii lor de către solvent.

Efectul hidrofob contribuie la realizarea structurii spațiale a proteinelor, la stabilizarea dublei elici a ADN, la formarea complecșilor antigen-anticorp, dar rolul lor este cu adevărat determinant pentru structurarea supramoleculară a materiei vii, prin formarea membranelor care delimitează orice celulă de exterior și determină existența, chiar în interiorul aceleiași celule, a unor compartimente distincte în care se pot desfășura simultan diferite reacții chimice.

Acest efect joacă un rol extrem de important în procesele de auto-asamblare din materia vie, deoarece conținutul foarte ridicat de apă al tuturor celulelor face ca biomoleculele să fie practic scăl-

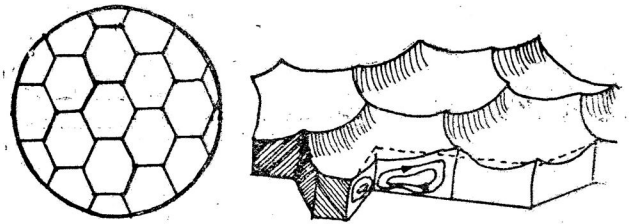


Fig. IV.2. Structurarea prin curenți de convecție a unui lichid străbătut de un flux de căldură, peste o valoare critică : aspectul văzut de deasupra și secțiune transversală.

date de un micromediu polar, iar ele însele conțin atît grupări polare, cît și hidrofobe. Un exemplu foarte ilustrativ îl constituie formarea spontană a straturilor bimoleculare de fosfolipide și inserția în aceste straturi a proteinelor, deci auto-asamblarea membranelor, discutată în Cap. III și ilustrată în Fig. IV.4.

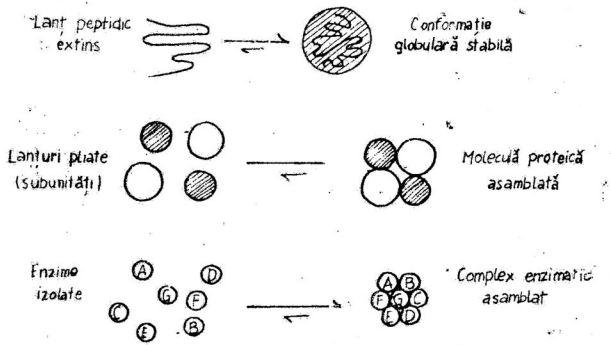


Fig. IV.3. Autostructurarea în etape a lanțurilor de biopolimeri proteici, care ajung să aibe structură secundară, terțiară și cuaternară.

Procesele de auto-asamblare intervin în multe alte cazuri în organizarea la nivel molecular a materiei vii. Astfel, după experien-

țele clasice din 1955 ale lui H. Fraenkel-Conrat și R. C. Wiliams, care au arătat că virusul mozaicul tutunului se poate asambla spontan *in vitro* din 2000 de molecule identice de proteină virală și un lanț de ARN, au urmat numeroase cercetări referitoare la autoasamblarea flagerilor bacterieni, a microtubulilor, a structurilor colagenice etc. Aceste cercetări au arătat că din subunități identice, pot

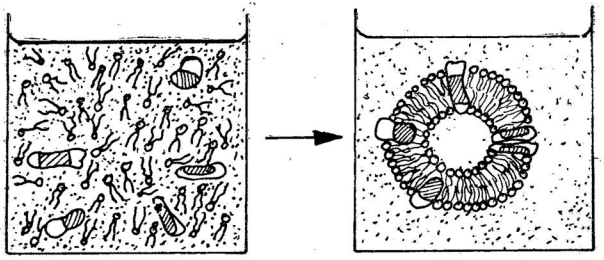


Fig. IV.4. Efectul hidrofob face ca lipidele și proteinele dispersate în apă să se autoasambleze ca bistraturi sferice de lipide, cu capetele polare în contact cu mediul apos dinspre exterior și interior. Proteinele pătrund în aceste straturi, așa încît porțiunile lor hidrofobe (haşurate) să se găsească în micromediul hidrofob al catenelor hidrocarbonate ale lipidelor.

rezulta structuri cu forme diferite, depinzînd atît de polimorfismul și interacția subunităților, cît și de caracteristicile mediului fizico-chimic. Formulată mai general, această constatare afirmă interdependența, încă de la nivelul molecular de organizare a materiei vii, a factorilor genetici și de mediu, concluzie ce își păstrează valabilitatea la toate nivelele superioare de organizare.

CAPITOLUL V

CIRCULAȚIA ENERGIEI ÎN BIOSFERA

În condiții naturale, organismele nu există în mod izolat, ci numai ca sisteme complexe de indivizi aparținînd unor specii foarte diferite — biocenoza — care coabitează într-un anumit mediu fizic — biotopul —, ansamblul acestor elemente formînd un sistem ecologic. După ce, în capitolele precedente, am studiat energetica funcționării organismelor, considerate ca entități și mecanismele biofizice ale principalelor conversii energetice la nivel celular, pentru completarea descrierii termodinamice a materiei vii, vom aborda în continuare problema fundamentală a circulației și repartizării energiei libere în cadrul ecosistemelor.

V.1. FLUXURILE DE ENERGIE LIBERĂ ÎN SISTEMELE ECOLOGICE

Componenții biologici ai ecosistemelor sînt de două tipuri net diferite: producătorii primari de materie organică din molecule anorganice — organismele autotrofe — și consumatorii de materie organică — organismele heterotrofe. Covîrșitoarea majoritate a producătorilor primari sînt organisme foto-lito-trofe, care utilizează energia radiantă solară pentru a realiza fotosinteza substanțelor organice. Există însă și producători de materie organică din molecule anorganice, care utilizează în acest scop energia rezultată din oxidarea unor substanțe minerale. Astfel, bacteriile sulfuroase oxidează hidrogenul sulfurat pînă la sulfiți, sau sulfiții pînă la sulfați, bacteriile azotoase oxidează amoniacul la azotiți și pe aceștia la azotați, iar cele feruginoase oxidează sărurile feroase la săruri ferice, cu energia rezultată din aceste reacții efectuînd chimiosinteza substanțelor organice. În ansamblul biosferei, ponderea acestor genuri de

organisme chemo-lito-trofe este practic neglijabilă, astfel că este întemeiat să se considere că radiația solară reprezintă în mod efectiv unica sursă primară de energie liberă pentru întreaga materie vie.

Aștrii emit radiații electromagnetice ca urmare a reacțiilor termonucleare de fuziune care au loc în interiorul lor și prin care se degajă o cantitate uriașă de energie. În aștrii de tipul Soarelui, se formează atomi de heliu (^4_2He) prin fuziunea atomilor de hidrogen (^1_1H). La formarea a 4 g de heliu se degajă o energie de $2{,}5 \cdot 10^{12}$ J, Soarele emițînd în spațiu $\approx 3{,}8 \cdot 10^{25}$ J în fiecare secundă.

Din această energie, ajunge la suprafața externă a atmosferei terestre numai o fracțiune extrem de mică, proporțională cu unghiul sub care „se vede" Pămîntul de pe Soare. Valoarea *constantei solare*, adică a fluxului de energie radiantă incident pe atmosferă este de $\approx 1{,}4 \cdot 10^3$ J/m²s. Această energie este distribuită pe diferite lungimi de undă între aproximativ 200 și 2000 nm, deci din ultravioletul (UV) îndepărtat, pînă în infraroșul (IR) îndepărtat.

În fig. V.1 este reprezentată distribuția spectrală a energiei solare la suprafața externă a atmosferei și la suprafața Pămîntului.

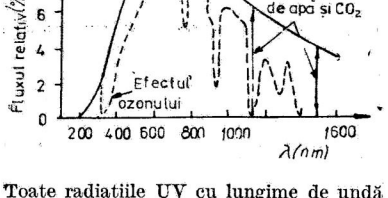


Fig. V.1. Repartizarea radiației solare în funcție de lungimea de undă la limita externă a atmosferei (linia plină) și la suprafața Pămîntului (linie întreruptă).

Toate radiațiile UV cu lungime de undă sub 300 nm, deci ai căror fotoni au energia cea mai mare, sînt absorbite de către ozonul prezent în stratosferă (la o înălțime în jur de 30 km). O parte din radiațiile IR sînt absorbite de vaporii de apă și de dioxidul de carbon atmosferic așa încît la suprafața Pămîntului ajung în special radiațiile din domeniul vizibil. Comparînd domeniul de lungimi de undă al radiațiilor care traversează atmosfera, cu acela în care absorb pigmenții clorofilieni, se poate constata că existența unei caracteristici fizice a mediului a dus la selecția acelor sisteme fotochimice capabile

să utilizeze radiațiile cu lungimi de undă cuprinse în intervalul (400—900) nm.

Din fluxul de energie solară la limita superioară a atmosferei ($5{,}6 \cdot 10^{24}$ J/an), numai aproximativ 4% ajunge pe suprafața plantelor fotosintetizatoare, căci restul este absorbit și difuzat în atmosferă sau ajunge pe acea parte din suprafața Pămîntului, care nu este acoperită de vegetație — *deșertul biologic*. Acesta nu se rezumă la marile deșerturi nisipoase din zonele aride, ci cuprinde și calotele polare, zonele muntoase cele mai înalte, precum și acele suprafețe (în continuă extindere), de pe care omul elimină vegetația.

Chiar din mica fracțiune a energiei radiante incidentă pe plante, o mare parte este fie reflectată de frunze, fie transmisă, fie absorbită sub formă de căldură, astfel că numai 1% din ea este efectiv stocată în biomasă vegetală. În ansamblu deci, doar aproximativ 0,04% din energia solară incidentă pe suprafața atmosferei este stocată de toată biosfera în produși ai fotosintezei. Această valoare foarte scăzută nu caracterizează randamentul de conversie fotochimică la nivel molecular a energiei solare prin procesul de fotosinteză, ci mai ales încadrarea biosferei în energetica globală a Pămîntului. Captarea de energiei solară de către plantele terestre și acvatice permite sinteza anuală a aproximativ $1{,}7 \cdot 10^{11}$ tone de materie organică, în ale cărei legături chimice este stocată o energie de circa $2{,}5 \cdot 10^{21}$ J, ceea ce echivalează cu de 20 de ori consumul mondial actual de combustibili fosili.

Captarea de energie solară pentru necesitățile alimentare și agro-industriale ale speciei umane se realizează în cea mai mare parte prin intermediul terenurilor cultivate — *agroecosistemele*. În prezent este folosită pentru agricultură aproximativ 10% din suprafața continentelor, iar randamentul de stocare a radiației, în condiții agrotehnice ideale, este în jur de 0,8%. Bilanțul energetic și fluxurile de substanțe într-un teren cultivat cu cereale sînt reprezentate în fig. V.2, totalul energiei captate anual de un hectar agricol, în zonele temperate, echivalînd cu 4,7 tone de petrol, iar consumul de semințe, îngrășăminte și carburanți ai mașinilor agricole echivalînd cu 0,7 tone de petrol. Calculele arată că, în principiu, utilizarea în scopuri energetice a 1,9 tone din paiele produse, ar putea acoperi totalitatea consumurilor energetice ale culturii agricole respective.

Randamentul fotosintetic cel mai ridicat (circa 1,2%) îl au pădurile, care ocupă în prezent 27% din suprafața uscatului. Însă, pădurile nu furnizează decît în mică măsură produse direct utilizabile alimentar și, pe de altă parte, suprafața lor este în continuă diminuare, în timp ce zonele de deșert biologic, care deja reprezintă peste 33% din suprafața uscatului, se extind, ca urmare a efectului

combinat al unor factori naturali și, mai ales, a unor acțiuni ale omului în care se urmăresc beneficii imediate, ignorîndu-se efectele ulterioare.

Deși randamentul fotosintezei pe terenurile agricole este de peste 10 ori mai mare decît eficiența globală a biosferei, citată anterior, la rîndul său este de peste 10 ori mai mic decît randamentul ce poate

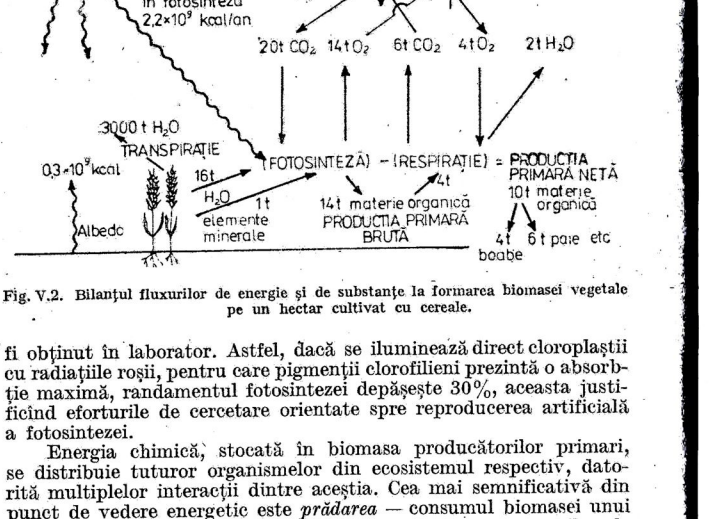


Fig. V.2. Bilanțul fluxurilor de energie și de substanțe la formarea biomasei vegetale pe un hectar cultivat cu cereale.

fi obținut în laborator. Astfel, dacă se iluminează direct cloroplaștii cu radiațiile roșii, pentru care pigmenții clorofilieni prezintă o absorbție maximă, randamentul fotosintezei depășește 30%, aceasta justificînd eforturile de cercetare orientate spre reproducerea artificială a fotosintezei.

Energia chimică, stocată în biomasa producătorilor primari, se distribuie tuturor organismelor din ecosistemul respectiv, datorită multiplelor interacții dintre aceștia. Cea mai semnificativă din punct de vedere energetic este *prădarea* — consumul biomasei unui organism de către un altul, care utilizează astfel pentru nevoile sale energia chimică din biomasa organismului consumat. În terminologie ecologică, animalele sînt *consumatori*, fie primari — atunci cînd utilizează exclusiv biomasă vegetală — fie de ordin superior — atunci cînd consumă alți consumatori. În funcție de modul lor de nutriție,

speciile din orice ecosistem pot fi ierarhizate într-o „piramidă trofică", la baza căreia stau producătorii primari.

În vîrful piramidei trofice a întregii biosfere se situează specia umană, a cărei dominație asupra celorlalte specii este incontestabilă, dar care apariție — prin însăși natura sa material-biologică — aceluiași angrenaj de ansamblu. Astfel, principiile termodinamicii arată că — în mod implacabil — (bună)starea și chiar simpla existență a speciei umane sînt indisolubil legate de producătorii primari ai biosferei, singurii capabili să genereze un surplus de materie organică.

TEHNOSFERA ȘI METABOLISMUL EXTRASOMATIC

În finalul Cap. I am văzut că apariția vieții pe Pămînt s-a putut produce numai în condițiile existenței unei atmosfere reducătoare și că epuizarea surselor inițiale de energie a condus la instalarea procesului de fotosinteză (descris în § III.1) ca modalitate covîrșitor predominantă de captare a energiei radiante solare, prin trecerea ei în energie chimică. Prin degajarea oxigenului provenit din fotoliza apei, procesul de fotosinteză a schimbat natura atmosferei terestre, făcînd-o oxidantă. Astfel, constituirea *biosferei* a avut un impact major asupra caracteristicilor spațiului epiterestru.

De peste 3,7 miliarde de ani, un număr impresionant de specii vegetale și animale coexistă în diferite habitate, fiecare specie avîndu-și propria dinamică, de la constituire (prin evoluție divergentă), la o înflorire de durată variabilă și apoi la extincție. Dar serenitatea coabitării și a succesiunii speciilor avea să fie adînc tulburată de apariția, în urmă cu (numai) în jur de 5 milioane de ani, a unei caracterisitici cu totul speciale, prezentă doar în familia *Hominidelor*: *gîndirea reflexivă*, prin care strămoșii noștri s-au diferențiat net de aceia ai maimuțelor antropoide africane (gorila și cimpanzeul). Capacitatea *noetică* a speciei *H. sapiens* — posibilitatea elaborării de reprezentări mentale, în neocortexul puternic „hipertrofiat", prin raport cu al celorlalte mamifere, al acestei specii — se dovedește a fi un element de autentică discontinuitate în evoluția biosferei, inclusiv în ceea ce privește energetica ei. Odată cu descoperirea focului, omul a obținut disponibilități energetice dincolo de cele pur fiziologice ale propriului organism, devenind astfel singura specie ce posedă un *„metabolism extrasomatic"*, guvernat de mecanisme care transced domeniul biologic.

Revoluția agricolă (uitată fie conotația politică recentă a acestei sintagme!) înfăptuită de majoritatea omenirii în ultimii aproximativ 10 mii de ani, a transformat suprafețe imense de păduri, stepe și

savane în terenuri agricole și în păduri. Aceasta a permis înflorirea diferitor societăți omenești și proliferarea amplă a speciei umane — „hominizarea" Pămîntului — dar a antrenat și o adevărată devastare a biosferei, în special prin reducerea drastică a diversității acesteia*. Dat fiind că numărul de specii de pe întreaga planetă este proporțional cu habitaturile intacte și că, în mod evident, extensia acestora scade pe măsura creșterii populației omenești, este clar efectul de destructurare a biosferei, pe care îl exercită o specie ale cărei capacități îi permit să le „învingă" pe toate celelalte. Faptul că aceasta nu este de cît o „victorie" ca a regelui Pirus și că anularea de către om a diversității ecosistemelor naturale îi antrenează propriul său dezastru, este ilustrat în mod tragic de către deșertificarea actuală galopantă a Sahelului.

Impactul speciei umane asupra planetei nu se limitează însă la practicile agricole, a căror reușită în a asigura existența unor populații umane foarte dense este în unele cazuri remarcabilă (de exemplu în valea Nilului, în delta Fluviului Galben și, mai ales, în Olanda și Belgia). Astfel, revoluția industrială, bazată pe arderea combustibililor fosili (de care am amintit la începutul Cap. II), antrenează consecințe globale probabil și mai ample decît acelea produse de agricultură. Căci arderea cărbunilor, petrolului și a gazelor naturale — constituite din biomasa organismelor vegetale și animale prin procese anaerobe de deshidratare și reducere — reprezintă inversarea bruscă și accelerată a reacțiilor, omul efectuînd în mai puțin de două secole oxidarea pînă la dioxid de carbon și apă a produșilor fotosintezei din epoci de sute de milioane de ani.

Consecințele microclimatice ale acestei „frenezii oxidative" le constată fiecare dintre locuitorii marilor aglomerări urbane, iar consecințele globale — perturbarea profundă a bilanțului energetic al planetei prin creșterea absorbției atmosferice de radiații infraroșii — sînt dintre cele mai preocupante. *Tehnosfera*, pe care capacitățile inginerești ale omului o substituie în măsură tot mai mare biosferei, apare astfel ca o locuință cel puțin îngrijorătoare, dacă nu cumva chiar efectiv insalubră pentru omenirea însăși... Principiile termodinamicii sînt legi ce nu pot fi eludate!

Păstrîndu-ne în limitele aspectelor energetice, este important să remarcăm o corelație directă între consumul de energie pe cap de locuitor și speranța medie de viață în cadrul respectivei societăți. Astfel, în societățile industriale avansate, în care metabolismul extrasomatic mediu (consumul energetic total, raportat la numărul de locuitori) este cu mult superior față de perioada pre-industrială,

* H. J Morowitz: *Science* **253**, 752 (1991).

ajungînd să depășească de 10—20 ori intensitatea metabolismului somatic, speranța medie de viață s-a dublat în ultima sută de ani [1].

Desigur că progresele din ultimul secol ale științelor medicale joacă un rol deloc neglijabil în realizarea acestui adevărat miracol (prin raport cu constanța în timp și în spațiu a caracteristicilor înscrise genetic ale speciei umane). Dar toți factorii cu adevărat fundamentali: hrana echilibrată, absența eforturilor fizice epuizante și asistența medicală adecvată sînt consecințe ale dezvoltării respectivei societăți, adică ale unui produs național per capita ridicat. Întrucît produsul național și consumul energetic sînt într-o proporționalitate directă, se impune constatarea beneficiului pe care un flux energetic ridicat l-a adus acelor societăți, care au ajuns să își poată „oferi luxul" unui astfel de consum.

Aceste corelații explică de ce nu există treceri *voluntare* de la o economie mare consumatoare de energie, înapoi la o economice „de hibernare". Dar, dat fiind faptul că și producția de deșeuri toxice este direct proporțională cu fluxul de energie, se poate spune că viitorul societăților industriale depinde de capacitatea intelectului omenesc de a găsi nu doar sursele necesare de energie, ci și soluții de minimizare a efectelor auto-toxice pentru ecosistemele omenești ale consumului energetic ridicat.

VALOAREA BIOMASEI ȘI EFICIENȚA ECOLOGICĂ

Universalitatea ansamblului de reacții producătoare de energie, împreună cu universalitatea constituenților macromoleculari ai tuturor organismelor, fac ca diferitele lanțuri trofice dintr-un ecosistem să fie toate interconectate într-o rețea trofică, prin care circulă energia chimică. În limbaj comun, circulația energiei chimice înseamnă consumarea („prădarea") unor indivizi dintr-o specie, de către alții, de alte specii.

Faptul că prin reacțiile metabolice oxidative este mobilizată energia chimică din alimente, permite ca valoarea energetică a acestora să fie determinată prin măsurători calorimetrice, care dau variația de entalpie (ΔH) produsă prin combustia izobară a biomasei respective. ΔH depinde de proporțiile de proteine, lipide și glucide existente în acea biomasă. Notînd cu f_{prot}, f_{lip} și f_{gl} fracțiunile din aceste substanțe în unitatea de biomasă uscată, variația de entalpie prin combustia biomasei este:

$$H = f_{prot}(\Delta H_{prot}) + f_{lip}(\Delta H_{lip}) + f_{gl}(\Delta H_{gl}).$$

[1] M. Schidlowski: *Nature* **353**, 294 (1991).

În relația de mai sus, ΔH_{prot}, ΔH_{lip} și ΔH_{gl} reprezintă căldurile de combustie izobară a cîte 1 g de proteine, lipide și, respectiv, glucide, toate în stare deshidratată.

Deoarece suma fracțiunilor celor trei componente ale biomasei este 100%, aceasta implică: $f_{prot} + f_{lip} + f_{gl} = 1$, astfel că unul dintre acești coeficienți poate fi eliminat din formula variației de entalpie:

$$H = f_{prot}(\Delta H_{prot}) + f_{lip}(\Delta H_{lip}) + (1 - f_{prot} - f_{lip})(\Delta H_{gl}).$$

Mediindu-se valorile obținute pentru proteine, lipide și glucide provenite din tipuri diferite de biomasă, atît vegetală, cît și animală, se poate lua în mod aproximativ:

$$\Delta H_{prot} = 23{,}1 \text{ kJ/g}; \ \Delta H_{lip} = 39{,}1 \text{ kJ/g}; \ \Delta H_{gl} = 17{,}2 \text{ kJ/g}.$$

Introducînd aceste valori în relația precedentă, rezultă o formulă simplă, cu ajutorul căreia se poate calcula valoarea energetică a unei biomase oarecare, pe baza cunoașterii compoziției ei. În afară de utilitatea practică, în domeniul medical al nutriției, respectiva formulă are meritul de a releva diferențele energetice între biomasa vegetală și cea animală, adică schimbarea produsă prin trecerea biomasei producătorilor primari, în biomasa consumatorilor.

Reprezentînd pe cele două axe fracțiunile de lipide și de proteine (fig. V.3), liniile paralele exprimă compozițiile pentru care valoarea energetică a biomasei este aceeași. Toate punctele de pe dreapta care unește $f_{lip} = 1$, cu $f_{prot} = 1$, corespund absenței complete a glucidelor. În vecinătatea acestei drepte se situează biomasa animalelor, al cărei conținut glucidic este foarte scăzut.

Din Fig. V.3 se observă că domeniul în care se situează plantele este net diferit față de cel corespunzător animalelor, ceea ce ilustrează superioritatea energetică a biomasei animale. Pe de altă parte, valorile energiei degajate la combustia biomasei reprezintă variația de energie la degradarea acesteia pînă la micromolecule anorganice, ceea ce face ca ele să exprime nivelele ridicate ale energiei libere, la care se situează materia organică, în raport cu materia anorganică din care a provenit.

Energia rezultată în organismul prădător, prin utilizarea biomasei prăzii, servește în mare parte pentru întreținere și reînoirea organismului (metabolismul bazal), ca și pentru diferitele sale activități (locomoție etc.), așa încît numai o parte relativ mică este stocată în propria biomasă a prădătorului.

Deoarece un prădător poate fi consumat, la rîndul său, de către un prădător de ordin superior, este clar că, pe măsura avansării într-un lanț trofic, disponibilitățile energetice devin din ce în ce mai mici. *Eficiența ecologică* — definită ca raportul dintre energia furnizată ca biomasă de către un nivel trofic, următorului și energia biomasei consumată de el din nivelul trofic precedent — s-a dovedit a fi în toate cazurile în jur de 10%. Determinările de laborator au arătat relativa constanță a acestui raport, indiferent de tipul și de

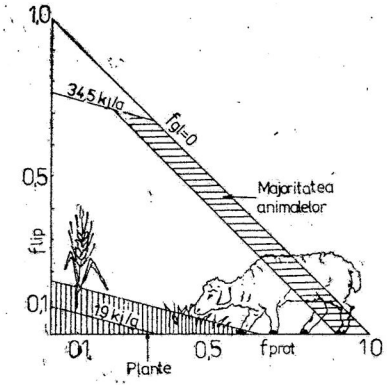


Fig. V.3. Dependența valorii energetice a biomasei de compoziția în lipide, proteine și glucide, exprimată prin fracțiunile respective (f_{lip}, f_{prot} și f_{gl}) din masa uscată.

numărul de specii din ecosistem. Acest fapt sugerează că eficiența ecologică depinde, în cea mai mare măsură, de caracteristice generale ale metabolismului.

Reducerea de 10 ori a energiei disponibile ca hrană, la trecerea de la un nivel trofic la următorul, face ca, cel mai adesea, lanțurile trofice să cuprindă maximum 4 nivele, un lanț cu 5 nivele apărînd doar în mod excepțional, iar lanțuri mai lungi neexistînd.

În concluzie, referitor la fluxurile de energie în sistemele ecologice (fig. V.4), constatăm că toate organismele își desfășoară viața numai utilizînd energia liberă pe care parțial o convertesc în diferite forme de travaliu și parțial o stochează în propria lor biomasă. În fiecare transformare, o fracțiune din energia liberă este degradată sub formă de căldură, adică are loc o producere de entropie. Forma primară de energie liberă, disponibilă pentru toată bios-

fera, este radiația electromagnetică din spectrul vizibil al luminii solare. Numai organismele foto-lito-trofe (fotosintetizatoare) pot converti energia electromagnetică în energie chimică, stocată în compuși organici, iar aceasta este unica formă sub care circulă energia liberă între diferitele specii care alcătuiesc un sistem ecologic.

Fluxul unidirecțional de energie liberă antrenează și face posibile fluxurile ciclice ale diferitelor substanțe: oxigen, carbon, azot

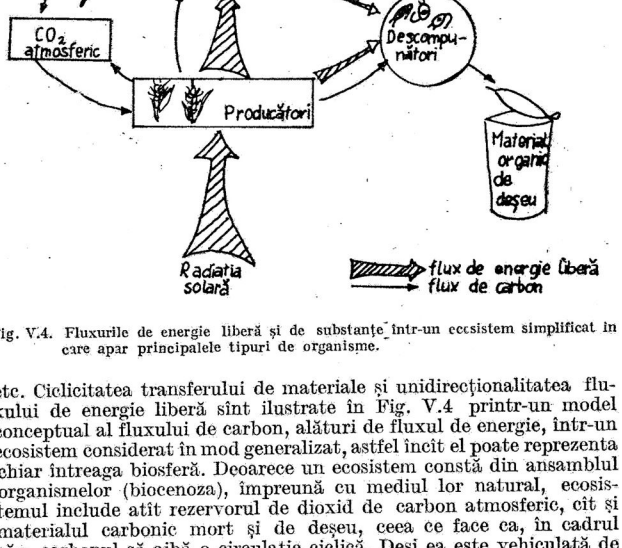


Fig. V.4. Fluxurile de energie liberă și de substanțe într-un ecosistem simplificat în care apar principalele tipuri de organisme.

etc. Ciclicitatea transferului de materiale și unidirecționalitatea fluxului de energie liberă sînt ilustrate în Fig. V.4 printr-un model conceptual al fluxului de carbon, alături de fluxul de energie, într-un ecosistem considerat în mod generalizat, astfel încît el poate reprezenta chiar întreaga biosferă. Deoarece un ecosistem constă din ansamblul organismelor (biocenoza), împreună cu mediul lor natural, ecosistemul include atît rezervorul de dioxid de carbon atmosferic, cît și materialul carbonic mort și de deșeu, ceea ce face ca, în cadrul său, carbonul să aibă o circulație ciclică. Deși ea este vehiculată de la producătorii primari, la consumatori și, apoi, la descompunători

tot de către substanțele organice, ca și carbonul, energia liberă se propagă în mod unidirecțional, ireversibil, prin fiecare transfer și conversie, o parte din aceasta fiind disipată sub forma inutilizabilă de căldură.

ECOSISTEME INDEPENDENTE DE RADIAȚIA SOLARĂ — OAZE ÎN DEȘERTUL ABISAL

Adîncul oceanelor este, în general, un teritoriu foarte puțin propice dezvoltării diferitor forme de viață, căci lipsește însuși input-ul inițial de energie, pe care producătorii primari să o stocheze cu biomasă. La adîncimi peste 300 m, nu mai pătrunde suficientă radiație solară, care să facă posibilă fotosinteza, astfel că nu se mai dezvoltă (micro)organismele fotosintetizatoare, ce constituie și în cazul ecosistemelor acvatice prima verigă a lanțului trofic.

Există, într-adevăr, diferite specii de pești și alte organisme abisale, care trăiesc pînă la cele mai mari adîncimi, deci sub limita zonei eufotice (de pătrundere a luminii), dar ele depind de materia organică sintetizată în acea zonă. Dat fiind faptul că cea mai mare parte din materia organică este nu doar sintetizată, ci și consumată și reciclată tot în cadrul zonei eufotice, pe măsura coborîrii la adîncimi tot mai mari, viața diminuează pînă la dispariție totală, fundul adînc al oceanelor fiind o zonă de deșert biologic.

Temperatura în acest „deșert" este foarte scăzută, aproape de 0°C, iar presiunea poate depăși chiar 1000 de atmosfere. Totuși, nu asprimea acestor condiții, ci lipsa energiei libere care să permită sinteza materiei organice este cauza extremei rarități a vieţuitoarelor.

Față de această situație, cercetările efectuate începînd din anul 1977 în zona dorsalei estice a Pacificului, mai întîi în vecinătatea insulelor Galapagos, iar apoi de-a-lungul cîtorva mii de kilometri, au furnizat noutăți atît de categorice, încît au răsturnat numeroase idei bine stabilite. Astfel, la lumina reflectoarelor submarinului american de cercetări Alvin, apoi a celui francez Cyana, cercetătorii au putut vedea cu stupefacție adevărate oaze, fremătînd de viață, în jurul unor surse hidrotermale din care iese apă supraîncălzită. Aspectul acestor oaze contrastează cu pustietatea fundului oceanic înconjurător, prin abundența diferitor specii, distribuite concentric pînă la cîteva zeci de metri în jurul surselor hidrotermale, în funcție de temperatura și de compoziția chimică pe care le pot tolera.

Unele surse au forma unor hornuri, cu înălțimi pînă la 15 m, din care iese un lichid negru, avînd temperatura de 350°C, motiv pentru care sînt numite „fumegătoarele negre". Altele sînt mai puțin conturate și din ele iese un lichid albicios, cu temperaturi între 150 și 270°C — „fumegătoarele albe", iar prin unele fisuri în rocile bazaltice ies soluții hidrotermale cu temperatura de numai 20—40°C. Coșurile fumegătoarele negre sînt parțial acoperite de colonii ale „viermelui de Pompei" (*Alvinella pompejana*), cu care se hrănesc crabii *Cyanagraea*. Una dintre speciile cele mai reprezentative pentru aceste colonii este viermele tubicol *Riftia pachyptila*, ce poate ajunge la 2 m lungime și formează masive de tuburi, Din fiecare tub iese cîte o branhie terminală bogat vascularizată, astfel că apare de culoare roșu aprins. *Riftia* constituie hrana crabilor *Bythograea thermydron* și a unor pești din familia zoarcidelor, care trăiesc printre „tufișurile" de tuburi cu branhii terminale, pe care le consumă. Se găsesc, de asemenea, moluște bivalve mari, de cîteva zeci de centimetri, cu cochilia albă (*Calyptogena*) sau gălbuie (*Bathymodiolus*.

Practic toate viețuitoarele din vecinătatea surselor hidrotermale abisale aparțin unor specii nou definite, care nu au fost cunoscute înaintea pătrunderii cercetătorilor în aceste spații, ale căror caracteristici fizico-chimice sînt cu totul aparte. Studiul lor a ridicat numeroase probleme, încă nerezolvate, privind evoluția și modul de răspîndire, căci aceleași specii pot fi întîlnite în toate zonele oceanice cu activitate hidrotermală, cu toate că la distanță de numai cîteva zeci de metri de surse, respectivele animale nu mai pot trăi. De asemenea, o constatare de neconceput în limitele cunoștințelor anterioare a reprezentat-o descoperirea unor bacterii capabile să trăiască și să se dezvolte în fluidul hidrotermal cu temperaturi pînă la 350°C.

Bacteriile, algele și ciupercile termofile, care trăiesc în izvoarele termale continentale, se dezvoltă la temperaturi pînă aproape de 100°C, condiții ce apar drept foarte moderate față de temperatura la ieșirea din hornul fumegătoarelor negre oceanice. Studiul mecanismelor prin care se evită degradarea termică a biopolimerilor (acizii nucleici și proteinele) din celulele expuse la temperaturi atît de ridicate, ca și a acelora prin care este anulat efectul toxic al hidrogenului sulfurat și al sulfurilor (abundente în fluidele hidrotermale) constituie o problematică pasionantă prin noutatea sa.

În contextul energeticii însă, cel mai remarcabil aspect îl constituie faptul că tot ansamblul de organisme care se dezvoltă în vecinătatea emanațiilor hidrotermale oceanice reprezintă ecosisteme clar structurate pe nivele trofice, a căror existență depinde

exclusiv de energia chimică, rezultată din oxidarea sulfurilor și care sînt practic independente de radiația solară. Din punct de vedere al originii fizice ultime a energiei, se poate spune că în acest caz este dezintegrarea izotopilor radioactivi cu viață lungă ai uraniului, toriului și potasiului din interiorul Pămîntului. Activitatea radioactivă a acestora eliberează căldura din interiorul planetei noastre, reprezentînd cauza tuturor fenomenelor vulcanice și hidrotermale.

Bacteriile chemo-lito-trofe erau cunoscute de mult timp în mediile bogate în sulfuri de pe continente, de exemplu în izvoarele termale, dar apăreau, așa cum le-am menționat deja, doar ca forme de viață izolate. În jurul surselor hidrotermale abisale se dezvoltă însă ecosisteme relativ abundente — astfel, numai biomasa vier-

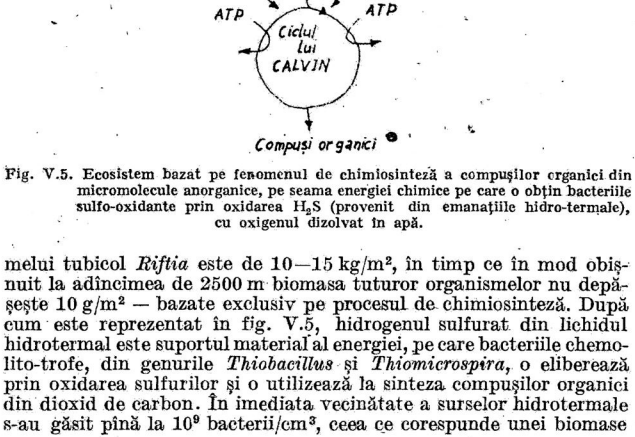


Fig. V.5. Ecosistem bazat pe fenomenul de chimiosinteză a compușilor organici din micromolecule anorganice, pe seama energiei chimice pe care o obțin bacteriile sulfo-oxidante prin oxidarea H_2S (provenit din emanațiile hidro-termale), cu oxigenul dizolvat în apă.

melui tubicol *Riftia* este de 10—15 kg/m², în timp ce în mod obișnuit la adîncimea de 2500 m biomasa tuturor organismelor nu depășește 10 g/m² — bazate exclusiv pe procesul de chimiosinteză. După cum este reprezentat în fig. V.5, hidrogenul sulfurat din lichidul hidrotermal este suportul material al energiei, pe care bacteriile chemo-lito-trofe, din genurile *Thiobacillus* și *Thiomicrospira*, o eliberează prin oxidarea sulfurilor și o utilizează la sinteza compușilor organici din dioxid de carbon. În imediata vecinătate a surselor hidrotermale s-au găsit pînă la 10^9 bacterii/cm³, ceea ce corespunde unei biomase

bacteriene de 1 g/l. Tocmai abundența bacteriilor este una dintre cauzele aspectului opalescent, lăptos al lichidului hidrotermal.

În calitatea lor de producători primari de materie organică, bacteriile sulfo-oxidante joacă în ecosistemele hidrotermale abisale același rol pe care îl au plantele verzi în celelalte ecosisteme. Demn de relevat este și faptul că aceste bacterii se găsesc nu doar în stare liberă în apă, ci și în interiorul organismelor complexe, ca *Riftia* și bivalvele *Calyptogena* și *Bathymodiolus*, cu care conviețuiesc în mod reciproc avantajos, fiind în endosimbioză mutualistă: sistemul circulator al organismului gazdă asigură bacteriilor materiile prime necesare chimiosintezei (H_2S, CO_2 și O_2, dizolvate în apă) și primește de la acestea moleculele organice, sintetizate în cadrul aceluiași ciclu de transformări biochimice (Ciclul lui Kalvin) ca și în plante. Această simbioză reamintește ipoteza conform căreia înseși cloroplastele din celulele plantelor fotosintetizatoare actuale ar reprezenta urmașii unor unicelulare primitive, care au intrat în relație de endosimbioză permanentă cu gazde de o complexitate structurală mai mare, dar incapabile de a face fotosinteza.

Afirmația de la începutul acestui capitol, că radiația solară reprezintă în mod efectiv unica sursă de energie pentru enorma majoritate a biosferei actuale, este pe deplin justificată, dar existența unor ecosisteme ample, care se dezvoltă independent de lumină, ne arată că viața poate evolua pînă la forme complexe și pe seama altor surse primare de energie. Această observație este de natură să lărgească mult posibilitățile de înțelegere a originilor îndepărtate ale vieții pe Pămînt, precum și cîmpul de cercetări privind existența vieții pe alte corpuri cosmice.

V.2. BIOMASA CA SURSĂ DE ENERGIE — POSIBILITĂȚI BIOTEHNOLOGICE

Pentru populația mondială, a cărei creștere în ultimele trei decenii a fost mai rapidă decît o prevedea orice estimare bazată pe ritmurile anterioare, chiar numai problema necesităților energetice alimentare rămîne deosebit de acută. La această problemă se adaugă aceea — de o dificultate comparabilă — a „rarefierii" resurselor de combustibili fosili lichizi și gazoși, pe a căror utilizare se bazează în cea mai mare măsură civilizația industrială contemporană.

Avîndu-se în vedere faptul că radiația solară este singura resursă energetică inepuizabilă și cu caracter complet nepoluant, ca și amploarea excepțională a stocării acestei energii în legăturile chimice ale compușilor organici care formează biomasa organismelor fotosintetizatoare, se caută noi modalități de obținere pe această cale a unor produși direct utilizabili în tehnică.

Pînă în urmă cu aproximativ un secol, biomasa furniza peste 90% din combustibilii folosiți de omenire și chiar în prezent, cu excepția cîtorva țări foarte industrializate, valoarea calorifică totală a biomasei utilizate de om continuă să o depășească pe aceea a combustibililor fosili. În afara întrebuințărilor tradiționale ale biomasei vegetale pentru hrana omului și a animalelor, sau direct drept combustibili solizi (lemnul, paiele), în prezent se întreprind eforturi ample de cercetare, orientate spre obținerea din biomasă a unor combustibili lichizi și gazoși, compatibili cu utilizări industriale. În numeroase țări se au în vedere culturi agricole, avînd drept scop obținerea, alături de hrană și sau chiar mai ales de energie. Corespunzător acestei tendințe, s-au constituit termeni ca „agrienergie" sau, în limba engleză, „energy farming".

În tabelul V.1 sînt schematizate principalele posibilități existente deja în stadiu de tehnologii puse la punct, dar încă nerentabile în majoritatea cazurilor, prin care se obțin din biomasă compuși organici, care pot funcționa drept combustibili. Din punct de vedere practic, oricare dintre aceste posibilități este justificată numai în acele cazuri cînd există o disponibilitate a formei primare de biomasă, în exces față de necesarul utilizabil în alimentație, sau în industrii prelucrătoare cu grad superior de valorificare. Într-un mod mai direct, se poate spune că este în primul rînd justificată transformarea în combustibili a deșeurilor de biomasă ce ar rămîne inutilizabile pe alte căi.

În cele ce urmează, ne vom referi cu precădere la acele procedee biotehnologice, încă „neconvenționale" și aflate în stadii relativ incipiente de elaborare, prin care să se producă, cu participarea (micro) organismelor, substanțe în care să fie stocate energie chimică ușor eliberabilă și utilizabilă.

OBȚINEREA METANULUI PRIN DIGESTIA ANAEROBĂ A BIOMASEI

Pentru degradarea anaerobă cu formare de metan sînt folosite rezidurile animaliere, industriale și municipale, deșeurile industriale diluate, sau amestecuri între acestea, după schema prezentată în fig. V.6. La proces participă trei grupe de microorganisme:

1) bacterii hidrolizante și fermentative (grupul 1), ce degradează biopolimerii (ca celuloza și proteinele), cu formare de hidrogen, dioxid de carbon, etanol, propionat, butirat. În acest grup se încadrează bacterii strict anaerobe din genurile *Clostridium*, *Bacteroi-*

Tabel V.1

Obținerea de biocarburanți

Biomasa	Materii ligno-celulozice	Sfeclă și trestie de zahăr	Cereale, cartofi
Compoziția predominantă	Celuloză (protejată de lignină)	Zaharoză (glucoză, fructoză)	Amidon
Pretratarea	termochimică termomecanică		aducere în stare lichidă
	hidroliză acidă hidroliză enzimatică		hidroliză enzimatică
Metoda de conversie	gazeificare → gaz de sinteză	fermentație → etanolică → etanol	fermentație → acetono-butilică → acetonă + butanol
Produsul final	metanol		

des, *Ruminococcus* și *Butyrivibrio*, precum și facultativ anaerobe, ca *Escherichia coli* și *Bacillus*;

2) microorganisme acetogene din genurile *Syntrophobacter*, *Syntrophomonas* și *Desulfovibrio* (grupul 2), care convertesc majoritatea produșilor grupului 1 în acetat;

3) bacterii metanogene, ce pot utiliza acetatul, formiatul și hidrogenul, împreună cu dioxidul de carbon, pentru a le transforma în metan (grupul 3).

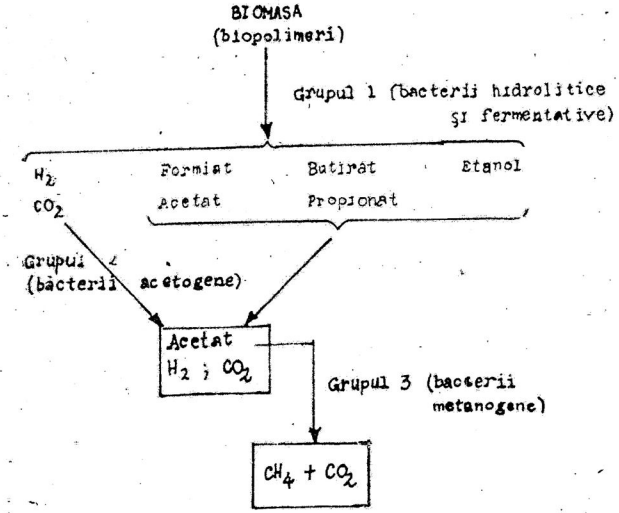


Fig. V.6. Digestia anaerobă a biomasei pînă la metan, de către trei grupe de bacterii.

Se pun mari speranțe în obținerea metanului pe această cale, deoarece procesul decurge în natură la scară mare, producîndu-se, independent de om, echivalentul energetic a $5 \cdot 10^{19}$ J/an. Din păcate, recoltarea din ecosistemele naturale a acestui gaz metan nu este posibilă în mod eficient. Pe de altă parte, obținerea metanului în instalații de tipul fermentatoarelor, în afara faptului că poate furniza un combustibil de foarte bună calitate, permite epurarea apelor

poluate cu diferite reziduri organice, în condițiile cele mai avantajoase din punct de vedere energetic. Există deja în zonele marilor aglomerări urbane stații de epurare ce își pot acoperi complet consumul propriu de energie pe baza gazului metan produs.

PRODUCEREA HIDROGENULUI DE CĂTRE MICROORGANISMELE FOTOSINTETIZATOARE

Utilizarea microorganismelor care, prin fotosinteză, descompun apa și degajă oxigen, adică a algelor și a cianobacteriilor, pentru producerea hidrogenului, este stimulată de speranța obținerii pe această cale a unui combustibil foarte valoros (hidrogenul), prin folosirea a două resurse primare abundente: apa și Soarele. Aceste microorganisme realizează descompunerea apei în oxigen și hidrogen pe baza energiei solare absorbite — biofotoliza. Pentru folosirea acestui proces în scopul producerii H_2, s-au propus mai multe modalități de lucru.

Varianta numită sistem bistadial constă din tr-o incintă în care să se producă fotosinteza oxigenică a algelor și cianobacteriilor, cu eliberarea de O_2 și acumularea compușilor rezultați prin fixarea CO_2. Aceștia ar fi apoi pompați într-o altă incintă în care să se producă H_2 pe cale fermentativă. Astfel, acest sistem prezintă avantajul unei produceri în incinte diferite a oxigenului și a hidrogenului, a căror separare ar fi altfel complicată. Însă el are și două limitări majore: necesitatea pompării materialului dintr-o incintă în alta și eficiența scăzută a producerii pe cale fermentativă a hidrogenului. Pentru a elimina, măcar parțial, aceste inconveniente, se ia în considerare separarea în timp a fotolizei apei de producerea H_2, prin folosirea unor cianobacterii filamentoase, așa cum sînt *Plecyonema* și *Oscillatoria*, care ziua fac fotosinteză, iar noaptea fixează azotul, cu producere de hidrogen. O altă posibilitate ar fi separarea spațială, prin folosirea a două tipuri diferite de microorganisme: alge sau cianobacterii care să producă substanțe organice prin fotosinteză oxigenică și alte alge verzi care să fotodescompună, în absența oxigenului, respectivele substanțe, producînd hidrogen. Toate aceste posibilități sînt deocamdată direcții de perspectivă, nefiind încă realizate practic.

Deoarece folosirea sistemelor biologice intacte, pentru obținerea hidrogenului pe baza energiei solare, prezintă o serie de limitări de principiu, inerente proceselor metabolice care au loc în celule, se încearcă și folosirea unor sisteme reconstituite, constînd din includerea unor componente celulare, extrase din alge și bacterii, în suporturi membranare artificiale. În ultimii ani s-au obținut cu astfel de sisteme acelulare creșteri considerabile ale activității de degajare a

hidrogenului și ale timpului de funcționare, fără însă ca aceste rezultate promițătoare să fie încă semnificative pentru realizarea unui sistem care să funcționeze la scară mare și eficient din punct de vedere economic. Dezavantajul major al sistemelor acelulare îl constituie inactivarea după cel mult cîteva ore a uneia sau mai multor componente ale sistemului, datorită degajărilor de oxigen.

Ca o alternativă față de producerea hidrogenului de către microorganisme intacte sau de sisteme acelulare, se fac și cercetări orientate spre reproducerea funcției cloroplastelor de a absorbi lumina solară și a stoca energia într-o formă stabilă, ca energie chimică. Se speră să se realizeze aceasta prin cloroplaste artificiale, diferite structural de cele naturale prin faptul că utilizează catalizatori și sensibilizatori sintetici și nu conțin proteine. După cum s-a arătat în §III.1, atunci cînd o substanță fotosensibilă — așa cum este clorofila — absoarbe cuante de energie, ea trece într-o stare excitată, instabilă. Principalul mod de a stoca energia radiantă într-o formă stabilă este prin introducerea unei reacții de transfer electronic, trecînd electronul excitat de către cuanta de lumină de la un sistem donator, la un acceptor. Proprietatea fundamentală a cloroplastului este de a realiza transferul de electroni printr-o barieră între două faze diferite, una hidrofilă și alta hidrofobă. Pentru realizarea unor structuri artificiale care să îndeplinească funcția cloroplastelor, va fi necesară asocierea unui catalizator capabil să preia electroni de la apă, cu un altul care să reducă protonii, formînd hidrogen molecular.

PLANTE PRODUCĂTOARE DE HIDROCARBURI

Combustibilii lichizi și gazoși utilizați în mașinile termice actuale sînt mai ales hidrocarburi, deoarece această clasă de substanțe organice (ale căror molecule sînt formate numai din atomi de carbon și de hidrogen) stochează o cantitate mare de energie, care trece sub formă de căldură, atunci cînd molecula respectivă reacționează cu oxigenul (dînd CO_2 și H_2O). Apare evident faptul că ar fi de dorit să se găsească plante capabile să sintetizeze direct hidrocarburi, într-o proporție suficient de ridicată, încît să justifice din punct de vedere economic exploatarea acestui „zăcămînt" ușor accesibil și care s-ar autoregenera. Deși acest deziderat nu este încă îndeplinit, există temeiuri de a spera că va putea fi.

Alga unicelulară brună *Botryococcus braunii* produce prin fotosinteză hidrocarburi în proporție de peste 1% din masa sa uscată. Din păcate, creșterea acestei alge este relativ lentă, în mod natural timpul de dublare al biomasei ei fiind de 7 zile, dar au fost obți-

nute prin selecție și suse cu o viteză sporită de diviziune și creștere. Sinteza hidrocarburilor este influențată de o serie de factori : intensitatea luminii incidente, temperatura, salinitatea apei, într-un mod care este doar parțial clarificat. De aceea nu se poate trece direct la exploatarea la scară mare a acestei căi de obținere fotosintetică a hidrocarburilor, pînă cînd cercetările fundamentale nu vor arăta că sînt posibile creșteri semnificative ale producției de hidrocarburi. Deocamdată se consideră încurajator faptul că din ecosisteme acvatice cu astfel de alge se poate atinge aceeași productivitate ca și a plantelor terestre, cum ar fi cele din genul *Euphorbia*.

O plantă cunoscută de mult timp pentru producția ei abundentă de substanțe de tipul hidrocarburilor este arborele de cauciuc (*Hevea*), al cărei latex a fost prima și continuă să fie una dintre importantele surse de cauciuc. Dar, deoarece cauciucul natural este un produs valoros ca atare, iar *Hevea* nu crește decît în condiții climatice foarte restrictive, nu se pune problema cultivării în scopuri energetice a acestei plante. Însă, din aceeași familie a Euphorbiaceaelor, este și un arbust din flora californiană spontană, *Euphorbia lathyris*, avînd o producție anuală de 25 t de substanță uscată la hectar, dintre care 5% sînt terpenoizi — substanțe care pot fi transformate în benzină — și 20% sînt zaharuri, care pot fi convertite în etanol, prin fermentație și distilare. Extragerea acestora se face conform cu schema prezentată în fig. V.7.

Folosirea *E. lathyris* în scopuri energetice necesită continuarea atît a cercetărilor care vizează creșterea productivității agricole a plantei, cît și a celor referitoare la extragerea economică a zaharurilor și terpenoizilor. Încurajator pentru perspectiva acestor cercetări este faptul că prin cultivarea acestei plante se obține o producție netă de energie, căci cele $2{,}6 \cdot 10^7$ J/ha/an, cît este valoarea energetică a hidrocarburilor, împreună cu cele $2{,}2 \cdot 10^7$ J/ha/an, cu care echivalează etanolul produs, depășesc consumul energetic implicat de cultivare și prelucrare.

PLANTELE ZAHARIGENE CA SURSĂ DE ETANOL

Alcoolul etilic, una dintre substanțele organice nealimentare cu cea mai veche și — din păcate! —largă utilizare de către om, are o falsă reputație de a fi „energizant" pentru organismul omenesc, căci este pe deplin dovedită diminuarea performanțelor, ca urmare a consumului de alcool. Această substanță, etanolul, este însă un combustibil cu putere calorifică ridicată (aproximativ jumătate din aceea a benzinei) și o valoroasă materie primă pentru procesele de sinteză din industria chimică.

Obținerea etanolului cu ajutorul plantelor bogate în zaharuri : trestia de zahăr, sfecla de zahăr și sorgul dulce, este o modalitate de conversie a energiei solare, care reține interesul cercetătorilor preocupați de transformarea biomasei în combustibili, datorită recoltelor mari și a conținutului ridicat de glucide fermentabile (între 70 și 90% din masa uscată) a acestor plante.

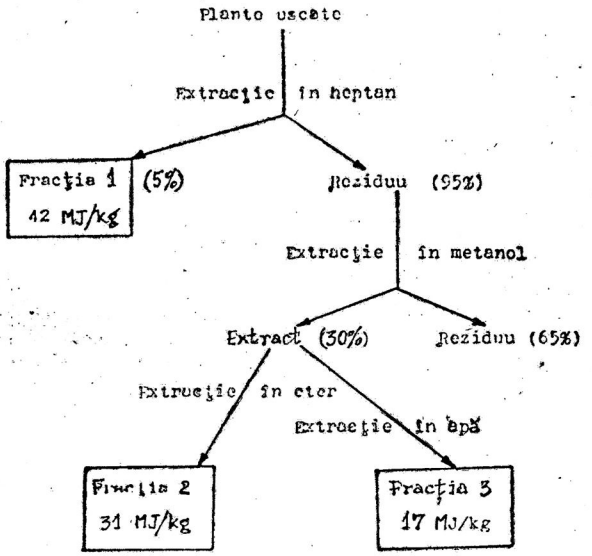


Fig. V.7. Schema extracției din *Euphorbia lathyris* a substanțelor utilizabile drept combustibili.

În prezent, distileriile pot produce 46 kg de etanol din 100 kg de zaharuri, dacă fermentația a fost făcută în condiții parțial anaerobe, la 32—33°C și la pH controlat, de către drojdiile din genul *Saccharomyces*. După cum se vede din tabelul V.1, din plantele zaharigene se poate obține și un amestec de acetonă și butanol — subs-

tanțe utilizabile de asemenea drept combustibili sau ca materie primă pentru ulterioare sinteze organice — atunci cînd fermentația este făcută în condiții anaerobe de către bacteria *Clostridium acetobutyricum*.

Eficiența economică a obținerii etanolului prin fermentația plantelor zaharigene depinde de costurile materiilor prime și ale produselor obținute. În prezent, costul zahărului necesar pentru obținerea etanolului este aproximativ dublu față de prețul actual al acestuia, dacă este folosit drept combustibil. Ținînd seama și de faptul că necesitățile alimentare ale omenirii sînt încă departe de a fi satisfăcute optimal, rezultă că valorificarea ideală ar reprezenta-o utilizarea zahărului ca aliment, numai deșeurile provenite din fabricarea sa urmînd să fie transformate în etanol. Problema practică ce se ridică în acest caz este abundența lignocelulozei în aceste deșeuri (cu excepția melasei, provenită din prelucrarea sfeclei de zahăr), care le face greu hidrolizabile și fermentabile prin tehnologiile actuale. S-a reușit totuși fermentarea directă a lignocelulozei cu microorganisme din genul *Thermocellum*, fără a mai fi necesare pretratamente chimice și termice ale acesteia, eliminîndu-se astfel etape greoaie și costisitoare de prelucrare. Rămîne însă de rezolvat problema concentrării prin distilare a etanolului, care consumă mari cantități de energie și generează efluenți poluanți care trebuie eliminați pe alte căi.

Recent, un grup de cercetători francezi au arătat posibilitatea transformării zahărului în poliuretan, o masă plastică cu foarte bune calități de izolator electric, rezistentă la temperaturi ridicate. După hidroliza zahărului în cele două monozaharide componente, fructoza este separată, în vederea folosirii ei în alimentație, iar glucoza este transformată într-un polialcool (poliol furanic), care poate fi cuplat cu molecule de poliizocianat, dînd poliuretan. Randamentul foarte mare de conversie a glucozei în poliol (pînă la 95%), face ca acest procedeu de sinteză chimică, ce utilizează un component relativ abundent al biomasei vegetale, să fie foarte promițător din punct de vedere economic.

* * *

O constatare generală, referitoare la obținerea de energie și materii prime pentru industria chimică din biomasă, este aceea că rămîn încă de rezolvat serioase probleme de tip tehnologic, înainte ca procedeele avute în prezent în vedere să devină viabile economic. În același timp însă, trebuie reținut faptul că studiul fluxurilor de substanțe și energie în cadrul sistemelor biologice oferă modelul ideal de utilizare complexă și flexibilă a resurselor. Pe baza acestui model s-a constituit și conceptul de fermă integrată agro-industrială, în care aceleași resurse primare (terenul agricol și radiația solară) să fie utilizate pentru producerea concomitentă de alimente, combustibili, textile, hîrtie și chimicale. Dezideratul firesc este să se realizeze circulația materialelor și a energiei într-un mod care să satisfacă optimal necesitățile Omului, unicul component al biosferei, capabil să îi orienteze evoluția acesteia.

EPILOG

Studiul stocării radiației solare, absorbită de către plante, în energia chimică din substanțele organice și apoi a proceselor prin care această energie, preluată de diferite organisme, este utilizată pentru desfășurarea funcțiilor acestora, relevă caracterul unificator al conceptului termodinamic de energie, care permite descrierea coerentă a enormei diversități a fenomenelor biologice. Astfel, este de presupus că, după parcurgerea acestei cărți, cititorul va fi căpătat o anumită imagine de ansamblu asupra materiei cu cel mai înalt grad de organizare — lumea vie.

Principiile generale ale energeticii biologice au fost ilustrate prin descrierea mecanismelor de nivel molecular prin care se desfășoară în celulele vii principalele transformări energetice. Ca urmare a progreselor spectaculoase ale domeniilor moderne ale biologiei (desemnate prin termenul, discutabil, dar consacrat, de biologie moleculară), în prezent știm mult despre procesele prin care celulele primesc, transformă și „exportă" substanțe, se mișcă sau comunică prin semnale. Pe aceste baze biofizice putem înțelege și funcționarea de ansamblu a organismelor complexe, care ne apar drept exemplele cele mai reușite de „mașinării" optimizate prin selecție și evoluție. Excepționala lor eficiență face ca omul să caute a adapta pentru necesitățile proprii cît mai multe dintre „brevetele" naturii, așa cum o atestă amploarea dezvoltării recente a biotehnologiilor.

Deși este un adevăr general că procesul cunoașterii umane este infinit, se cuvine să subliniem și pentru problematica discutată în această carte că abundența rezultatelor din ultimele decenii nu definitivează și nu epuizează nici unul dintre capitolele bioenergeticii, ci deschide mereu noi direcții pe care avansează eforturile de descoperire și înțelegere. Numeroase întrebări concrete la care încă nu avem răspuns, referitoare la toate aspectele discutate în această succintă prezentare a energeticii biofizice, precum și altele complet neabordate — de genul ipoteticei existențe a unor forme specific biologice de transmitere a energiei — își vor primi în viitor rezolvarea, poate inclusiv prin „energia" pe care o vor investi în cercetarea pasionată și riguroasă a tainelor Naturii unii dintre tinerii cititori de acum.

CUPRINS

CUVÎNT ÎNAINTE 7

ÎNTRODUCERE 9

Cap. I: ENERGIA ŞI VIAŢA 11
I.1. O noţiune omniprezentă în fizică şi în viaţa cotidiană 11
I.2. Ce sînt sistemele vii? 15
I.3. Originile prebiologice ale sistemelor vii 24

Cap. II: TERMODINAMICA „MAŞINILOR VII" 30
II.1. Principiile termodinamicii — legi generale ale naturii 30
II.2. „Maşinile vii" 34
Homeotermia — eforturi şi avantaje 39
Travaliul muscular şi locomoţia 45
Energetica performanţelor sportive 51
II.3. Ireversibilitatea proceselor biologice 56

Cap. III: CONVERSIILE DE ENERGIE ÎN CELULE 64
III.1. Procese cuplate în bioenergetica celulară 64
Cuplajul chemi-osmotic 69
III.2. Fenomene de transport prin membranele biologice 75
Structura membranelor celulare 76
Fluxuri pasive şi active prin biomembrane 79
Transportul activ de ioni prin mebranele celulare 84
III.3. Conversia chemo-electrică de energie în membranele celulare 89
Potenţialul de repaus celular 90
Excitabilitatea celulară 92
Consumul de energie pentru propagarea influxului nervos 98
O conversie chemo-electrică „şocantă" 101
III.4. Conversia chemo-mecanică de energie 102
Organizarea supramoleculară a sistemelor contractile 104
Contracţia muşchiului striat 108
Termodinamica contracţiei musculare 109

Cap. IV: EVOLUŢIA ANTIENTROPICĂ ŞI AUTOSTRUCTURAREA MATERIEI VII 117
IV.1. Structuri disipative spaţio-temporale 119
IV.2. Procese de autostructurare 123

Cap. V: CIRCULAȚIA ENERGIEI ÎN BIOSFERA 127
V.1. Fluxurile de energie liberă în sistemele ecologice 127
Tehnosfera și metabolismul extrasomatic 131
Valoarea biomasei și eficiența ecologică 133
Ecosisteme independente de radiația solară — oaze în deșertul abisal 137
V.2. Biomasa ca sursă de energie — posibilități biotehnologice . . . 140
Obținerea metanului prin digestia anaerobă a biomasei 141
Producerea hidrogenului de către microorganismele fotosintetizatoare 144
Plante producătoare de hidrocarburi 145
Plante zaharigene ca sursă de etanol 146
EPILOG 151
BIBLIOGRAFIE SELECTIVĂ 153